Biologia 2023/24

Dispense a cura di:

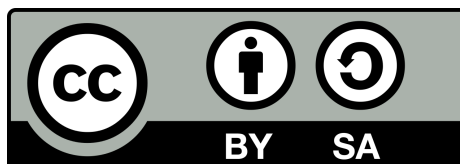
Moreno Gazzotti

ITIS "E. Fermi"
Modena

XII Edizione

Indice Dispense **Biologia**

Bibliografia essenziale

Wikipedia
Rodomontano - **Biologia**
N.A. Campbell - **Biologia** - 1995 - Zanichelli
D.L. Nelson & M.M. Cox - **I principi di biochimica di Lehninger** - 2010 – Zanichelli
E. Boncinelli – **Prima lezione di biologia** - 2009 – Ed. Laterza
C. de Duve – **Alle origini della vita** – 2008 – Longanesi
D. Lieberman – **Storia del corpo umano** – 2014 – Codice ed.
M. Ruse & J. Travis (ed.) – **Evolution: the first four billion years** – 2009 – Belknap Press
P. Ball – **H_2O: una biografia dell'acqua** – 2000 – BUR Rizzoli
C. Thomas – **Il mondo di domani** – 2019 – Aboca
A. Sverdrup-Thygeson – **Terra insecta** – 2019 – BUR Rizzoli
A. Rutherford – **Breve storia di chiunque sia mai vissuto** – 2017 – Bollati Boringhieri
N. Lane – **Le invenzioni della vita** – 2012 – Il Saggiatore
L. Signorile – **L'orologiaio miope** – 2012 – Codice Edizioni
Melvin Sheldrake – **L'ordine nascosto** – 2020 – Marsilio Nodi
Richard Mabey – **Il più grande spettacolo del mondo** – 2017 – Ponte alle Grazie

1. Introduzione alla biologia

La biologia è una disciplina scientifica sperimentale che studia gli esseri viventi, il loro funzionamento, e la loro interazione reciproca e con l'ambiente, nel tempo e nello spazio. Gli esseri viventi hanno alcune proprietà che li rendono differenti da qualsiasi altro "oggetto":

- ORGANIZZAZIONE GERARCHICA: la cellula costituisce la struttura unitaria di base, organizzata sia internamente (molecole semplici → micromolecole → macromolecole → organuli) che esternamente (cellule specializzate → tessuto → organo → comunità → ecosistema → bioma);
- COMPOSIZIONE CHIMICA: è piuttosto simile, costituita da composti carboniosi più o meno specializzati in un ambiente prevalentemente acquoso;
- SENSIBILITÀ: rispondono a stimoli (cercano di adeguarsi se l'ambiente interno od esterno si modifica);
- STABILITÀ: cercano di mantenere costanti le proprie condizioni chimico-fisiche interne (omeostasi);
- METABOLISMO: scambiano energia e materia con l'esterno (metabolismo) al fine di innescare tutti i propri processi vitali;
- CRESCITA, SVILUPPO E RIPRODUZIONE: si riproducono in altri esseri viventi, che crescono e si sviluppano in modo da apparire simili; il "know-how" vitale viene trasmesso con uno stratagemma chimico (DNA);
- EVOLUZIONE: generazione dopo generazione, piccole variazioni inducono a modificare le caratteristiche generali come flessibilità nell'adattamento a condizioni mutevoli nello spazio e nel tempo.

La loro struttura molecolare cambia continuamente: è ciò che accade ogni giorno ad un animale quando gli crescono i peli, o le cellule della pelle muoiono e vengono sostituite, senza che se ne accorga.

1.a Tipologie cellulari

La cellula è un contenitore pieno d'acqua assieme ad altre sostanze di natura diversa. Alcune di queste sostanze si addensano fino a produrre strutture interne (organuli) con funzioni specifiche.

Per quanto vi siano differenze nella qualità, quantità e dimensioni degli elementi strutturali, tutte le cellule possiedono almeno tre parti essenziali:

a) involucro — bordo della cellula che separa l'interno cellulare dall'ambiente esterno;
b) citoplasma — parte liquida (acquosa) interna in cui sono presenti vari tipi di sostanze;
c) organuli — strutture macromolecolari interne con funzioni specifiche.

Sono state individuate due categorie principali di cellule: procarioti (più piccole e senza nucleo) ed eucarioti (più grandi e con nucleo cellulare). Le differenze principali sono elencate nella tabella sottostante.

	Procarioti	**Eucarioti**
Dimensione (µm)	$10^0 \div 10^1$	$10^1 \div 10^2$
Involucro	Rigido	Plastico/Rigido
Nucleo	No	Si
Forma DNA	Circolare	Filamenti lineari
N° molecole DNA	1	> 1
Organuli	pochi	molti
Divisione cellulare	Scissione binaria	Mitosi e Meiosi

Le cellule procarioti ed eucarioti sono descritte in maggior dettaglio nel *capitolo 10*.

1.b Regni degli esseri viventi

L'osservazione e lo studio biologico degli esseri viventi ha permesso negli ultimi due secoli di classificare tutti gli organismi noti con uno schema gerarchico detto anche classificazione linneiana.

Tale classificazione (secondo Woese, 1977) separa gli esseri viventi dagli oggetti che non lo sono e, in seconda battuta, li suddivide primariamente in sei regni, facendo leva su tre caratteristiche distinte:

- tipo cellulare (procarioti od eucarioti);
- organizzazione cellulare (uni- o pluri-cellulari);
- metabolismo generale (auto-, etero- o chemio-trofi).

1.c La composizione chimica degli esseri viventi

Gli esseri viventi appaiono molto diversi fra loro. Tuttavia, ad una analisi più approfondita, la loro grande similitudine chimica tradisce una forte affinità di base. Ciò suggerisce, in modo evidente, un'identità ed un'origine comuni.

La composizione chimica si riferisce alla presenza di elementi che siano in qualche modo collegati ad una funzione vitale attiva. Non vengono considerati gli elementi presenti casualmente per "ingestione". Possiamo distinguere due tipologie di composizione: atomica o per gruppi di molecole affini.

1.c.1 Abbondanze atomiche

Sulle 90 specie atomiche stabili presenti in natura, gli esseri viventi utilizzano un massimo di 33 elementi, tra i quali ve ne sono alcuni molto abbondanti, altri minori, ed altri ancora denominati oligo-elementi, perché la loro presenza è limitata sia quantitativamente oppure relegata esclusivamente in determinati organismi.

Elementi maggiori o primari (circa 99%)
C, H, O, N, P, S

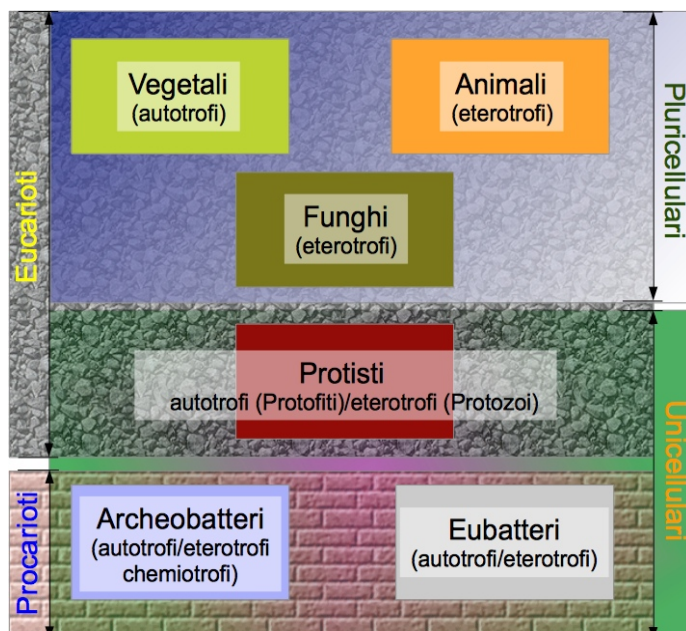
Elementi minori o secondari (circa 1%)
Na, K, Mg, Ca, Cl

Oligo-elementi (micro-elementi <1%)

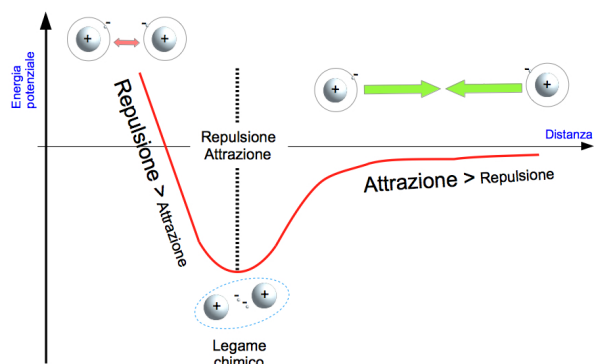
indispensabili	*variabili*
Fe, Cu, Zn, Mn, Co	**Li, Sr, Ba, Al, F, Br, I, V, Ni, Cr, W, Mo, Sn, Se, Si, B, As**

Gli oligo-elementi indispensabili sono presenti in piccole quantità pressoché in tutte le specie, mentre quelli variabili hanno diffusione sporadica e in alcuni casi (W, Ba e Sr) sono stati trovati solo in una o due specie.

1.c.2 Abbondanze molecolari

L'acqua è il componente molecolare più abbondante in assoluto, in tutti gli esseri viventi. Le restanti sostanze contenute nelle cellule sono principalmente molecole la cui struttura si basa su catene molecolari di carbonio legate in varia misura soprattutto a H, O, N, P e S; infine sono presenti minori quantità di ioni solubili. Le molecole carboniose sono soprattutto proteine, carboidrati, lipidi ed acidi nucleici, la cui funzionalità ed importanza è sostanzialmente la stessa in ogni essere vivente.

2. Legami chimici

In natura ci sono circa 90 tipi diversi di atomi stabili ai quali dobbiamo alcune decine di milioni di composti, prodotti dalla combinazione di due o più atomi.

Gli atomi si legano quando il composto che ne deriva risulta più stabile (conveniente dal punto di vista energetico) degli atomi separati.

Tra due atomi, il nucleo (positivo) di uno attrae la nuvola elettronica (negativa) dell'altro, ma viene respinto dal suo nucleo. Se si avvicinano molto, tendono a respingersi, mentre se sono lontani tendono ad attrarsi. Come una molla: se viene compressa tende a dilatarsi e viceversa.

Ad una distanza di equilibrio, gli atomi ridistribuiscono tra loro alcuni elettroni esterni, in modo da produrre una adesione reciproca nota come legame chimico.

2.a Legami chimici (intramolecolari)

Esistono due tipologie di ridistribuzione: per scambio di elettroni (legame ionico) o per condivisione (legame covalente). Questo legame apprezza il fatto che tale ridistribuzione possa garantire ai singoli atomi una configurazione esterna con un certo numero di elettroni (di solito 8, ma in alcuni casi come l'H ne bastano 2). In questo modo si formano composti stabili e tale predisposizione prende il nome di regola dell'ottetto.

2.a.1 Legame ionico

Nel legame ionico gli elettroni scambiati servono per raggiungere tale configurazione per ogni singolo atomo, il quale, producendo un eccesso (ione -) o un difetto (ione +) di elettroni produrrà una attrazione elettrostatica che manterrà vicini gli atomi. In questo modo si originano edifici cristallini ordinati, nei quali la disposizione degli ioni dipende soprattutto dalla loro dimensione e carica ionica. Spesso sono sostanze solide.

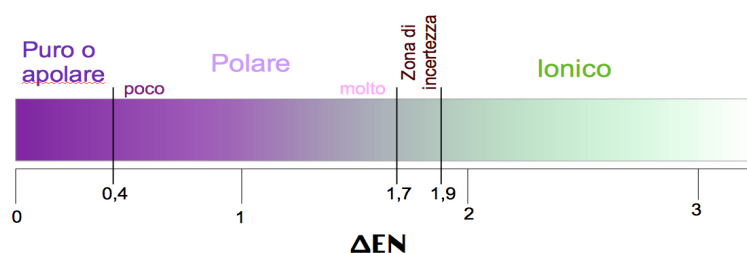
2.a.2 Legame covalente

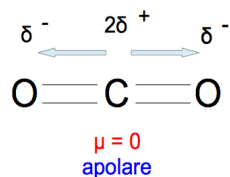
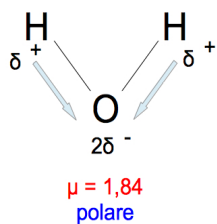
Nel legame covalente invece vengono condivise coppie di elettroni (in genere uno per atomo). Questi elettroni di legame vengono posti su una zona in mezzo ai due atomi in modo da tenerli "incollati" (orbitale molecolare). Una sola coppia condivisa consiste di un legame covalente singolo. In alcuni casi la disponibilità è tale da poter produrre più coppie di elettroni di legame: esistono infatti legami covalenti doppi e tripli. In altri casi specifici è dimostrato che i due elettroni che traslocano sull'orbitale molecolare provengono da un solo atomo: è questo il caso del legame covalente dativo.

2.a.3 Polarizzazione

In alcune covalenze, le coppie di elettroni sono più vicine ad uno dei due atomi: in questo caso il legame, e, di conseguenza, la molecola stessa, è polarizzato. E' possibile, in linea di massima valutare se il legame covalente di una molecola sia polarizzato o meno attraverso l'analisi di elettronegatività e momento dipolare.

2.a.3.a Elettronegatività

La elettronegatività (EN) di un atomo è un numero che rappresenta in modo proporzionale la forza con cui esso attira elettroni. I non-metalli hanno elevata elettronegatività (fino a 4), mentre i metalli hanno valori inferiori (grosso modo da 0,7 a 2,2). Un legame sarà tanto più polarizzato, quanto maggiore sarà la differenza tra le due EN (ΔEN). La figura qui sotto riassume i vari casi ai quali può essere attribuito un legame (ionico o covalente).

2.a.3.b Momento dipolare

Una molecola biatomica in cui il ΔEN è compreso fra 0,4 e 1,7 polarizza i suoi elettroni di legame verso l'atomo più elettronegativo creando un dipolo, cioè una distribuzione asimmetrica di carica con due poli elettrici, δ+/δ-. Il campo elettrico del dipolo si misura come momento dipolare (μ - si legge: mu), che è una grandezza vettoriale, di solito espressa in Coulomb·metro.

Le molecole poliatomiche hanno un valore risultante tra la somma vettoriale di tutti i μ dei legami presenti. Esso dipende sia dalla distribuzione degli elettroni di legame, sia dalle coppie di elettroni esterni non di legame. A fianco: CO_2 e H_2O.

2.b Legami deboli (inter-molecolari)

2.b.1 Generalità

Le molecole con momento dipolare diverso da zero originano forze di attrazione inter-molecolari che fanno aderire le molecole rendendo l'insieme più coeso. La presenza di queste forze in una sostanza non ne modifica le caratteristiche chimiche, ma può influenzarne le caratteristiche fisiche, in particolare se le molecole sono abbastanza vicine (negli stati condensati, tipo liquido o solido).

2.b.2 Legami dipolari o forze di Keesom

I legami inter-molecolari sono prodotti dalla reciproca attrazione di dipoli permanenti, cioè molecole polarizzate, o tra molecole polarizzate e ioni. Quando ciò avviene si formano legami dipolari o dipolo-dipolo, tanto più forti quanto maggiore è il momento dipolare. Tali interazioni sono note anche come forze di Keesom.

2.b.2.a Legame o ponte idrogeno

Il legame idrogeno o ponte idrogeno è un caso particolare di legame dipolare. Si tratta di un legame dipolo permanente - dipolo permanente tra molecole in cui l'H è legato con un atomo tra F, O o N (elettronegativi).

La forza del legame idrogeno nell'acqua pura vale 23 kJ/mol a temperatura ambiente, molto più debole di un legame covalente (il legame O-H vale 470 kJ/mol), ma molto più tenace di altre forze inter-molecolari.

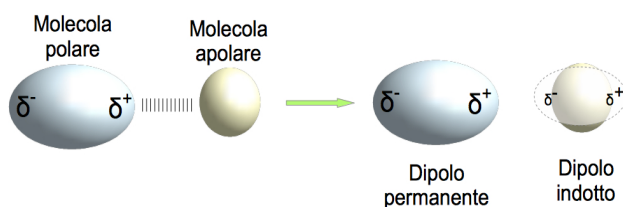
Il legame idrogeno dell'acqua è responsabile dei suoi punti critici relativamente alti: se l'acqua avesse un momento dipolare zero, probabilmente sarebbe liquida ben al di sotto di -100 °C.

Nella chimica degli esseri viventi il legame H ha importanza ogni qual volta vi sia un legame O-H o N-H, rendendole così polari e coese: è il caso delle proteine (stabilizza strutture secondarie come α-elica e β-foglietto) e, negli acidi nucleici, nei quali è responsabile della adesione tra i due filamenti di DNA.

2.b.3 Altri legami deboli

Esistono poi forze inter-molecolari ancor più deboli dei legami dipolari, spesso collegati ad una natura transitoria della polarizzazione. Tali forze sono meglio note complessivamente come forze di van der Waals.

2.b.3.a Forze di Debye o di induzione

Le forze di Debye si originano fra molecole apolari e polarizzate: in presenza di un campo elettrico (fornito gentilmente dalla molecola polarizzata), la molecola apolare produce un dipolo indotto, cioè sposta, a causa dell'influenza dell'altra molecola, la propria nuvola elettronica in modo da trovarsi debolmente polarizzata. Tale condizione risalta se gli atomi della molecola apolare hanno un nucleo schermato da altri elettroni più interni: più sono grossi e maggiore sarà la induzione.

2.b.3.b Forze di London o di dispersione

Se sostanze costituite da atomi o molecole apolari riescono a liquefare (e quindi addensarsi) a temperature sopra lo zero assoluto, ciò significa che anch'esse producono forze inter-molecolari. Si suppone che a bassa temperatura la disposizione degli elettroni possa subire qualche orientamento casuale, producendo un dipolo temporaneo o istantaneo. Tale dipolo induce a sua volta una debole polarizzazione nelle molecole vicine (dipolo indotto), producendo effetti di reciproca attrazione e provocando la condensazione del gas.

2.c Tabella riassuntiva

Qui di seguito viene compilata una tabella dei vari tipi di legami trattati, in funzione della loro energia (cioè quella che serve per romperli e, ovviamente, per produrli), oltre a qualche esempio specifico.

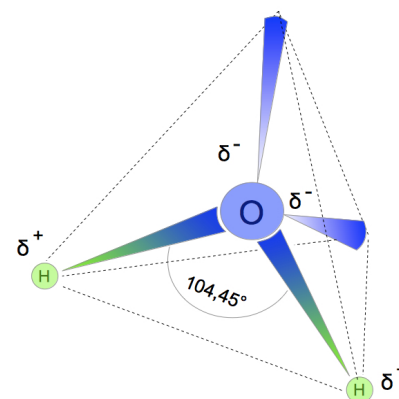
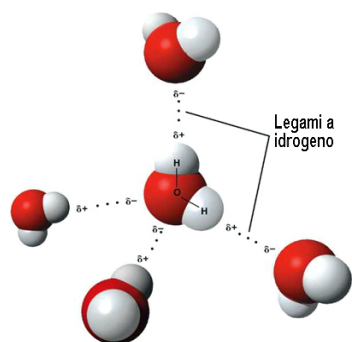
Tipo di interazione		**Energia** (kcal/mole)	**Esempio**
atomo-atomo	Legame covalente	200 ÷ 800	H—H
ione-ione	Legame ionico	40 ÷ 400	Na^{+} Cl^{-}
tra particelle neutre (forze di van der Waals)	Dipolo permanente – Dipolo permanente	5 ÷ 25	SO_2∘∘∘SO_2
	Legame idrogeno	10 ÷ 40	H_2O∘∘∘H_2O
	Dipolo permanente – Dipolo indotto	2 ÷ 10	HCl∘∘∘C_6H_6
	Dipolo istantaneo – Dipolo indotto	0,05 ÷ 40	CH_4∘∘∘CH_4

L'ACQUA

3.a Caratteristiche fisiche dell'acqua

3.A.1 POLARIZZAZIONE MOLECOLARE

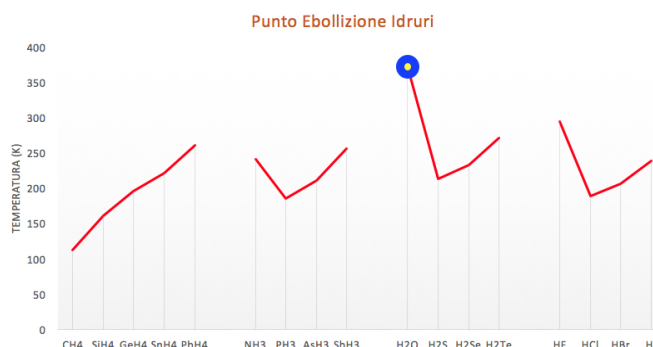
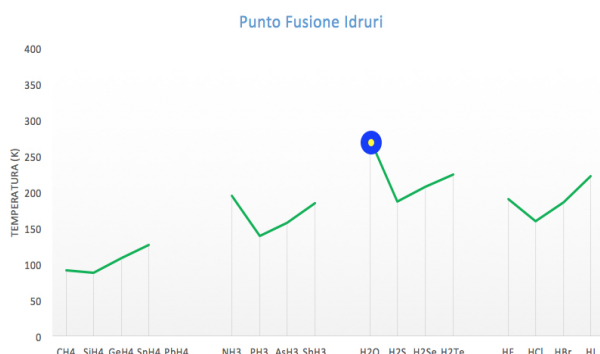
L'acqua ha diverse caratteristiche influenzate dalla presenza del legame idrogeno.

I nuclei di O ed H sono distribuiti su un piano, con i legami O-H separati di 104,45°. Secondo la teoria VSEPR le 4 coppie di elettroni (due di legame e due no) a causa della reciproca repulsione si dispongono alla massima distanza consentita e la struttura complessiva diventa simile ad un tetraedro.

Il momento dipolare dell'acqua è alto (1,847 Coulomb·metro) e dispone di quattro poli: due a ridosso dell'O che è più elettronegativo (δ^-), mentre le due estremità dell'H sono positive (δ^+).

Le molecole vicine si attraggono reciprocamente formando legami idrogeno di discreta forza, che accentuano la aggregazione e perciò condizionandone molte proprietà fisiche. Gli esseri viventi, costituiti per gran parte di acqua ne risentono perciò in modo particolare.

3.A.2 COESIONE

La grande attrazione fra i dipoli dell'acqua ne aumenta la **coesione** molecolare formando aggregati (cluster) collegati fra loro. Quindi l'acqua è in media più densa di quanto ci si dovrebbe aspettare.

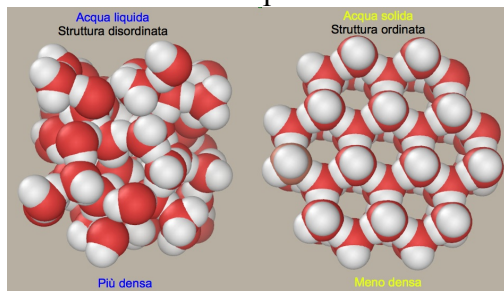
3.A.3 PUNTI CRITICI

I **punti critici** dell'acqua (ebollizione-fusione) sono piuttosto alti rispetto a molecole e sostanze analoghe.

Nei grafici sono riportati i punti critici di alcuni idruri. L'acqua (pallino blu) ha bisogno di molta più energia termica sia per fondere che per bollire. Si noti anche come i tre idruri che formano legami idrogeno (NH_3 ed HF, oltre all'acqua) si trovino in condizioni anomale rispetto agli altri idruri analoghi.

Il motivo di questa anomalia risiede nella grande coesione, che frena la tendenza delle molecole a muoversi indipendentemente. Ciò garantisce all'acqua di mantenersi allo stato liquido a temperature relativamente alte, il che si dimostra conveniente per la vita, creando un ambiente stabile per le biomolecole più importanti.

3.A.4 DENSITÀ

La grande coesione dell'acqua è responsabile anche della sua **densità** relativamente alta (1 g/cm^3 a 14,5°C). La presenza dei ponti H causa peraltro un'altra anomalia: la densità dell'acqua sotto +4°C diminuisce invece che aumentare. Ciò accade perché sotto i +4°C avendo meno energia per muoversi le molecole tendono a ridistribuirsi in una struttura più ordinata che, grazie ai ponti H, le mantiene ad una distanza media maggiore

l'una dall'altra. Vi è perciò una dilatazione, che porta a diminuire la densità (circa 0,91 **g/cm³** a 0°**C**).

Per questo il ghiaccio galleggia sull'acqua proteggendola termicamente, ed impedendone ulteriori abbassamenti di temperatura, con tutti i vantaggi del caso per gli organismi presenti.

3.A.5 Tensione superficiale (γ_{SUP})

La resistenza meccanica della superficie di un liquido al tentativo di romperla viene chiamata tensione superficiale. L'elevata coesione dell'acqua rende le molecole superficiali più difficili da staccarsi l'una dall'altra e quindi la sua γ_{SUP} è alta. Una elevata tensione superficiale ostacola la evaporazione di un liquido e la dispersione della sua superficie.

L'acqua ha una γ_{SUP} di $7{,}3 \cdot 10^{-2}$ **N/m**, sufficiente per sostenere piccoli oggetti sulla propria superficie e formare goccioline sferiche. Se la temperatura aumenta, γ_{SUP} diminuisce e ciò rende l'acqua calda un fluido che si sparge meglio: aumenta cioè la bagnabilità. Alcuni organismi (tipo l'idrometra) sfruttano l'alta γ_{SUP} dell'acqua svolgendo le loro attività vitali proprio sulla superficie.

Per paragonare la γ_{SUP} dell'acqua con altri fluidi si citano altri valori (in **N/m x10⁻²** a 20°**C**):

acqua = 7,3	olio d'oliva = 3,2	mercurio = 56
acqua (a 99 °**C**) = 5,9	alcool etilico = 2,2	esano = 1,8

3.A.6 Calore specifico (C_s)

Il calore specifico è una misura dell'energia termica scambiata per ottenere una variazione di temperatura di una certa quantità di sostanza. Si consideri che la temperatura può essere considerata come la misura macroscopica della velocità media delle particelle di un fluido o della frequenza di vibrazione delle particelle di un solido.

$$C_s = \Delta Q / (\Delta T \cdot m), \quad \text{da cui: } \Delta Q = C_s \cdot \Delta T \cdot m$$

dove ΔQ: calore scambiato (energia termica); ΔT: variazione di temperatura; m: massa della sostanza
ΔQ viene espresso in calorie (**cal**), il cui valore unitario (1 **cal**) è il calore scambiato per innalzare (o abbassare) la temperatura di 1 **g** di acqua pura, di 1°**C** (da 14,5 a 15,5°**C** o viceversa). Usando questi valori (ΔQ = 1 **cal**; ΔT = 1°**C**; m = 1 **g**), il calore specifico (C_s) dell'acqua risulta 1 **cal/(°C·g)**. Siccome 1 **cal** = 4,19 **Joule**, il C_s dell'acqua è anche uguale a 4,19 **J/(°C·g)**.

In pratica il C_s indica la rapidità/lentezza con cui si scalda o raffredda una sostanza. Un C_s basso significa che il materiale assorbe calore aumentando rapidamente la propria temperatura. Di seguito, alcuni valori di diverse sostanze misurati in condizioni standard (20°**C** e 1 **atm**). I valori sono espressi in **cal/(°C·g)**:

acqua 1 | etanolo 0,58 | mercurio 0,03
acciaio 0,12 | aria 0,24

L'acqua ha un C_s relativamente alto: se riscaldata assorbe calore, che sfrutta in parte per rompere i legami H presenti: le molecole possono aumentare la propria velocità (e quindi la temperatura) solo rompendo legami idrogeno. Perciò la temperatura dell'acqua aumenta più lentamente. Scaldando 1 **g** d'acqua e di acciaio con la stessa quantità di calore (1 **cal**), la temperatura dell'acqua aumenterà di 1°**C**, quella dell'acciaio di 8,3°**C**! Se l'acqua viene invece raffreddata, si formano più legami H che, generandosi, liberano energia in grado di attenuare il raffreddamento: la temperatura si abbassa più lentamente.

Il C_s dell'acqua varia con la temperatura: a temperature maggiori è più facile rompere i ponti H, perciò ci vorrà meno energia termica per rendere più rapide le molecole: il C_s è perciò inversamente proporzionale con la temperatura.

Gli organismi viventi ricevono benefici da questo comportamento dell'acqua perché ne sono costituiti da almeno il 60-70% e quindi reagiscono a sbalzi termici esterni assorbendo in parte tale variazione. Ciò mantiene le biomolecole in un ambiente stabile ed equilibrato: esse infatti si degraderebbero ad alte temperature, mentre a basse temperature rallenta il passaggio allo stato solido che impedirebbe del tutto la mobilità molecolare.

3.A.7 Calore di evaporazione (C_{EV})

Il calore di evaporazione misura la quantità di calore necessaria per far evaporare una certa massa di sostanza (**cal/g** o **J/g**). L'evaporazione è il passaggio allo stato gassoso della sola parte superficiale di un liquido (mentre la ebollizione di un liquido è il passaggio allo stato di vapore di tutto il liquido).

Per evaporare l'acqua deve rompere prima tutti i legami H presenti in superficie. Perciò avrà bisogno di assorbire una quota di energia supplementare, non necessaria in liquidi apolari (benzina, olio,...).

	C_{ev} (**J/g**)			C_{ev} (**J/g**)
acqua	2272		acetone	523
etanolo	855		benzene	394

L'evaporazione dell'acqua assorbe calore. Alcuni organismi viventi (noi, ad esempio) sfruttano questo fenomeno con la sudorazione. Se c'è caldo o facendo uno sforzo fisico il corpo tende a surriscaldarsi. Facendo evaporare un po' d'acqua, le cellule superficiali assorbono parte di questo calore raffreddando il corpo.

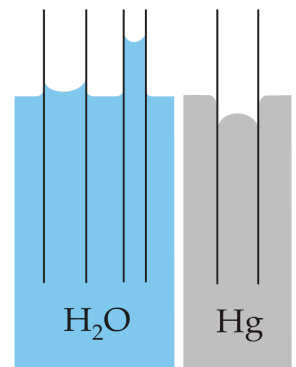
3.A.8 Adesione

La adesione è causata da una attrazione elettrostatica al contatto fra due materiali diversi. La tendenza all'adesione dipende dal grado di polarizzazione delle molecole costituenti e perciò l'acqua è capace di innescare attrazioni tenaci con molti materiali differenti. Si producono soprattutto interazioni tipo forze di van der Waals.

In questo modo l'acqua aderisce facilmente a molte superfici solide (vetro, ceramica, legno,...). I principali ostacoli all'adesione dell'acqua su una superficie sono l'aumento di temperatura e la mancanza di cariche residuali dell'altra superficie. I vegetali sfruttano l'adesione dell'acqua sulle foglie per assorbirla meglio.

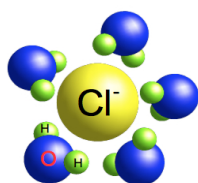
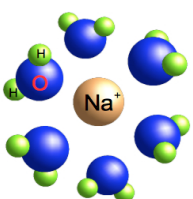
3.A.9 Capillarità

In presenza di sottili cavità, l'elevata adesione può produrre un effetto noto come capillarità. L'acqua risale in tubicini di piccola sezione quando le forze di adesione trascinano verso l'alto il liquido, fino ad equilibrarsi con la gravità. L'altezza che può raggiungere dipende dalla sezione del tubo, dalla densità e ovviamente dalla natura della superficie del materiale di adesione.

La capacità di un materiale di assorbire acqua in questo modo si chiama imbibizione e può essere utilizzata dagli organismi viventi in vario modo. I vegetali sfruttano la capillarità per trasportare fluidi, senza spendere energia, mentre le spugne (organismi animali) assorbono acqua di mare assieme a plancton, di cui si nutrono.

3.b Caratteristiche chimiche dell'acqua

L'acqua è il componente più abbondante delle cellule. Come tale avvolge tutte le altre sostanze influenzandone l'attività. Da una parte disperde le sostanze al suo interno producendo soluzioni omogenee o sospensioni eterogenee. Dall'altra interagisce con loro chimicamente, modificandole.

3.B.1 Capacità solventi

Una soluzione è una miscela apparentemente omogenea tra due o più sostanze. Nella dissoluzione, un materiale viene disgregato in particelle così piccole (**Ø** < 10^{-3} **µm**) da non poter essere più osservabile come fase a sé stante. Se le particelle hanno **Ø** = $10^{0} \div 10^{-3}$ **µm** si parla di colloidi, mentre se in acqua vi sono particelle le cui dimensioni superano il mm di diametro allora si parla di sospensioni.

La soluzione si compone di una fase detta solvente ed altre fasi (una o più) dette soluti. Il solvente è la fase più abbondante entro la quale si scioglie il soluto.

In biologia le soluzioni acquose hanno particolare importanza perché l'acqua disperde molte sostanze rendendole più disponibili e attive. L'elevato momento dipolare dell'acqua fa sì che le sue molecole siano attratte elettrostaticamente principalmente da particelle polarizzate.

L'adesione con le sostanze polari, grazie all'agitazione termica e alla coesione delle molecole d'acqua favorisce la disgregazione del reticolo ionico o molecolare della sostanza. La frantumazione viene accelerata dalla solvatazione, fenomeno per cui diverse molecole d'acqua circondano il soluto e lo allontanano.

Il soluto si disperde all'interno dell'acqua per diffusione, aiutata dalla agitazione termica. La diffusione è un tipo di trasporto spontaneo delle sostanze in acqua, che avviene per gradiente di concentrazione: le particelle fluide si muovono di preferenza verso dove sono meno concentrate. L’acqua può sciogliere diversi soluti (cioè disgrega e diffonde le particelle di un soluto, in modo più o meno omogeneo).

3.b.1.a Soluti gassosi

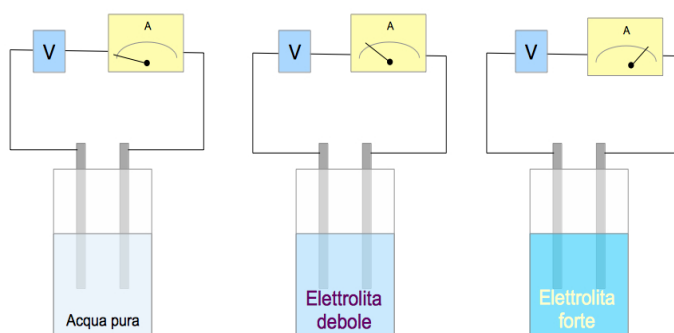
I gas sono caratterizzati da atomi o molecole liberi di muoversi, perciò dovrebbero disgregarsi nell'acqua con una certa facilità. La diffusione di tali molecole dipende dalla loro polarizzazione: ragionevolmente si disperdono con maggiore facilità, quanto più sono solvatabili. Se sono apolari, non saranno solvatabili e quindi tenderanno a mantenere una fase separata. Essendo incoerenti, tuttavia, si separano nell'acqua formando aggregati molecolari (bolle), circondate da “gabbie” di molecole d'acqua note come clatrati.

La quantità dei gas disciolto dipende anche da temperatura e pressione: più alta è la temperatura e minore sarà la quantità di gas che l'acqua riuscirà a trattenere in soluzione; invece, più alta è la pressione e maggiore sarà la quantità di gas.

I gas polari o che, in ogni caso, reagiscono con l'acqua, possono disperdersi sia come singole molecole che come ioni in virtù della capacità solvatante dell'acqua. L'HCl, ad esempio è un gas che si scioglie in acqua producendo ioni H^+ e Cl^-.

3.b.1.b Soluti ionici

I composti ionici sono quasi sempre solidi, ma gli ioni in soluzione derivano anche da liquidi o gas. Un soluto ionico aumenta la conducibilità elettrica di una soluzione acquosa.

L'acqua pura non conduce elettricità. Si può dimostrare ciò facendo passare corrente (V) attraverso due elettrodi immersi nell'acqua: non si registra passaggio di corrente (A). Se invece l'acqua contiene ioni la corrente fluisce da un elettrodo all'altro. Uno ione in soluzione acquosa è chiamato elettrolita. Esistono elettroliti deboli e forti, in funzione di quanti ioni producono sciogliendosi.

3.b.1.c Soluti covalenti

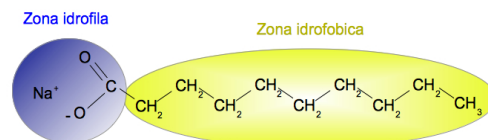
Esistono composti che pur sciogliendosi anche in grande quantità nell'acqua non producono elettroliti: è il caso dello zucchero (saccarosio o glucosio), dell'alcol etilico ed altre sostanze, spesso di natura organica. Le soluzioni acquose di questi composti non alterano la conducibilità della soluzione.

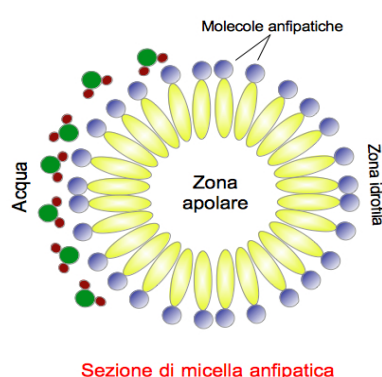
La dissoluzione avviene perché tali sostanze contengono legami polarizzati. Essi attirano molecole d'acqua che li solvatano e, grazie all'agitazione termica, frammentano le sostanze la cui coesione è dovuta spesso a deboli forze intermolecolari. Il composto si disgrega e le molecole solvatate vengono disperse facilmente nell'acqua. L'unica differenza è che non si formano ioni.

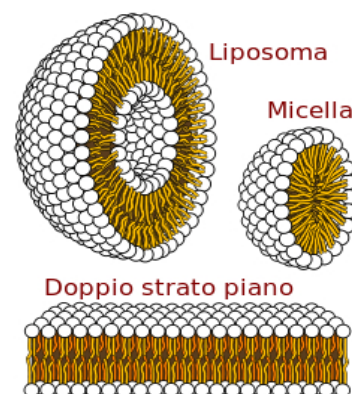
Molte bio-molecole possiedono molti legami apolari (per esempio C-H) o puri (-C-C-), ma quando contengono uno o più legami polari (-O-H oppure -N-H) possono rendere idro-solubili questi composti. La parte apolare viene detta idrofoba, mentre quella polarizzata è detta idrofila. La solubilità di un composto organico dipende essenzialmente dal rapporto e dalla posizione molecolare di queste due parti.

Una bio-molecola contenente solo legami apolari o puri, a meno che non sia un gas, non avrà nessuna compatibilità con le molecole d'acqua, quindi sarà insolubile. Le sostanze idrofobiche tendono a formare fasi separate dall'acqua e si sciolgono tra loro.

3.b.1.d Soluti anfipatici

Alcune sostanze sono prevalentemente idrofobiche ma hanno anche una parte idrofila periferica, spesso ionizzata. Ad esempio, i sali degli acidi grassi (a lato), che si trovano nei saponi.

Queste sostanze vengono denominate anfipatiche (dal greco *amphi-* che significa "entrambi" e *pathos* che vuol dire "passione": si riferisce al fatto che sono in parte idrofile e in parte idrofobe). La parte ionica viene solvatata dall'acqua, la parte idrofobica no. Tali sostanze, quindi, non si disgregano completamente, ma mantengono vicine le parti apolari. Si formano così delle micro-goccioline sospese nell'acqua (emulsione), aventi una struttura detta micella.

Sezione di micella anfipatica

Essendo idrofobica, la zona interna di una micella non attira acqua. Ma se l'acqua penetra, per pressione od agitazione termica, può scompigliare le molecole. A causa della tendenza delle zone apolari a rimanere aggregate, la struttura si modifica in una micella a doppio strato molecolare, chiamata anche vescicola o liposoma.

I fosfolipidi sono sostanze anfipatiche con una coda apolare ed una testa ionica: costituiscono la quasi totalità delle membrane cellulari degli esseri viventi. Tali sostanze, in acqua producono liposomi, all'interno dei quali si accumula acqua. Si ritiene che le prime cellule si siano formate grazie a "sacchetti" fosfolipidici che avrebbero consentito di far avvenire reazioni in un ambiente protetto.

3.B.2 ACIDITÀ E BASICITÀ: PH

L'acqua pura è un composto covalente, incapace pertanto di condurre una corrente elettrica: ciò significa che non dovrebbero esservi elettroliti. In realtà, attraverso misure di dettaglio (potenziometriche), si registra la presenza di ioni positivi (H^+ od H_3O^+) e negativi (OH^-) nella misura di 10^{-7} **moli/litro** cadauno (cioè circa $6 \cdot 10^{16}$ ioni in ogni litro, tanti, ma le molecole sono circa 10^{25}..). Tali ioni si debbono alla seguente reazione chimica:

$$H_2O \leftrightharpoons H^+ + {}^-OH$$

Nel tempo, il numero complessivo di ioni rimane stabile: un certo numero di molecole ionizza, ma talvolta due ioni riformano la molecola. Questa reazione si dice in equilibrio, perché reagenti e prodotti, pur continuando a trasformarsi gli uni negli altri, mantengono la stessa concentrazione (a meno che non intervengano variazioni di pressione e/o temperatura, in grado di favorire la reazione verso destra o verso sinistra).

La reazione in equilibrio dell'acqua è dimostrata perché essa non diventa un composto ionico. Il valore di concentrazione ionica è di 10^{-7} **moli/litro** ad una temperatura di 20°**C** e 1 **atm**, ed aumenta in modo direttamente proporzionale con la temperatura. Si può quindi dire che (a 20°**C**):

$$[H^+] \cdot [{}^-OH] = 10^{-14} = K_w$$

dove K_w è la costante di ionizzazione dell'acqua. Tale valore è costante in quanto la reazione, in presenza di un numero elevato di molecole di acqua, aggiusta la quantità di ioni presenti se ne vengono introdotti. In pratica, se aumentano gli ioni positivi, per mantenere l'equilibrio, diminuiranno gli ioni negativi e viceversa. Misurando la quantità di ioni H^+ presenti in una soluzione acquosa, è possibile risalire al pH attraverso la seguente formula:

$$\mathbf{pH = -\log_{10} [H^+]}$$

Da questa si deduce che per l'acqua pura (a 20°**C** e 1 **atm**), il pH = 7: tale numero indica una soluzione neutra, nella quale non prevalgono ioni positivi o negativi. Essendo un valore logaritmico (e quindi esponenziale), il pH è adimensionale. La variazione dal pH neutro dell'acqua pura può avvenire in diversi modi: **a)** variazione di temperatura/pressione; **b)** aggiunta di ioni H^+ oppure ^-OH; **c)** sottrazione di ioni H^+ oppure ^-OH; **d)** idrolisi di sostanze che producono ioni diversamente solubili in acqua.

Valori rappresentativi di pH

Sostanza	pH
acido cloridrico 1 M	0
Batteria acida	1,5
Succo gastrico	1,5 – 2,0
Succo di limone	2,4
Coca Cola	2,5
Aceto	2,9
Succo di arancia o mela	3,5
Birra	4,5
Pioggia acida	<5,0
Caffè	5,0
Tè o pelle sana	5,5
acqua deionizzata a 25 °C	5,0 - 6,0
Latte	6,5
acqua pura a 25 °C	7,0
Saliva umana normale	6,5 – 7,4
Sangue	7,38 – 7,42
Acqua di mare	7,7 – 8,3
Sapone per le mani	9,0 – 10,0
Ammoniaca domestica	11,5
Varechina	12,5
Liscivia	13,5
Idrossido di sodio 1 M	14

La dissoluzione di sostanze organiche polari ma non ioniche (soluti covalenti), in genere non altera il pH perché non sollecita nessuna delle condizioni sopra riportate.

Il pH delle soluzioni acquose varia entro certi limiti anche a causa della definizione stessa di soluzione acquosa. In genere si estende da 0 a 14 (circa): superando tali limiti non è detto che l'acqua sia il solvente e quindi l'equilibrio tra H^+ e ^-OH potrebbe non essere più controllato dall'H_2O.

A temperatura ambiente, se $[H^+] = [^-OH]$ il valore del pH è pari a 7 e viene considerato neutro. Se il pH scende sotto tale numero allora $[H^+] > [^-OH]$ e si parla di soluzione acida perché sono presenti sostanze che rilasciano protoni (acidi). Se il valore supera 7 allora $[H^+] < [^-OH]$ e la soluzione si dice basica: le sostanze che producono questa variazione rilasciano ^-OH, facendo calare il contenuto degli ioni H^+.

La scala del pH è una scala numerica adimensionale. Spesso però viene raffigurata come una scala cromatica che ha origine nell'uso della cartina al tornasole (un colorante estratto da licheni): le soluzioni basiche rendono bluastra la cartina, che inizialmente è arancione, mentre diventa rossa se immersa in una soluzione acida. Esistono molte sostanze che in soluzione variano colore in funzione del pH e sono dette indicatori; perciò la variazione cromatica del tornasole deve considerarsi un esempio: gli acidi non sono rossi, né le basi sono blu.

4. La chimica del Carbonio

Le principali bio-molecole hanno uno scheletro carbonioso. L'atomo di C riesce facilmente a produrre legami con altri atomi di C e/o con piccoli atomi (H, O, N,...) generando qualcosa come una decina di milioni di composti, tra i quali ve ne sono alcuni prodotti dagli esseri viventi.

Per cercare di capire perché il C giochi un ruolo essenziale è necessario studiarne le caratteristiche chimiche, prima come elemento a sé e, successivamente, nel formare composti.

4.a Configurazione elettronica del C

Nella tavola periodica il C si trova a capo della IV colonna A ed ha numero atomico 6. La configurazione elettronica del C è $1s^2 2s^2 2p^2$: mancano 4 elettroni per riempire l'orbitale *p* e diventare stabile come i gas nobili.

Il C predilige una condivisione dei propri 4 elettroni con altrettanti di altri atomi, attraverso legami di tipo covalente. Una dimostrazione estrema di questo comportamento è che origina sostanze stabili anche legando solo atomi di C: diamante, grafite, fullerene, e altri ancora, sono solo alcuni esempi notevoli.

4.b Elettronegatività e legami

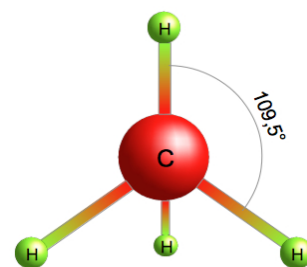
L'elettronegatività del C è circa 2,5 ed essendo intermedia tende a formare 4 legami covalenti. Nel metano (CH_4), il C condivide ognuno dei suoi elettroni con H attraverso 4 legami covalenti singoli.

Con altri atomi può condividere anche più di una coppia formando legami covalenti multipli: doppi (come nella CO_2, O=C=O), oppure tripli (come nell'HCN, H-C≡N), sempre raggiungendo l'ottetto.

Il legame tra atomi di C è spesso singolo (-C-C-), ma può anche essere doppio (-C=C-) o triplo (-C≡C-), senza compromettere la complessiva stabilità della molecola. Inoltre gli atomi di C possono, legandosi tra loro, formare catene e ramificazioni lunghe e complesse pur mantenendo una certa stabilità.

4.c Geometria dei legami e forma delle molecole

I 4 elettroni esterni del C appartengono ad orbitali diversi e quindi hanno energie leggermente diverse. Nei legami covalenti, gli elettroni vengono traslocati su orbitali ibridi, "a metà strada" tra i due, per formare quattro legami uguali, se destinati ad atomi uguali (4H o 4C). Tale fenomeno è noto come ibridazione.

I 4 legami singoli del C sono fortemente direzionali e distanziati al massimo tra di loro in una configurazione spaziale che ricorda quella di un tetraedro. Le coppie di elettroni sono separate di circa 109°. Perciò le catene di atomi di C sono a zig-zag, anche se la molecola risultante è complessivamente rettilinea.

I legami C-C singoli danno libertà di rotazione e permettono alla molecola di assumere un certo numero di forme diverse (configurazione). Invece, il legame multiplo è più rigido e non consente rotazioni. La forma finale delle molecole a base di C ha grande importanza, come vedremo, sulle funzioni biologiche.

4.d Gruppi funzionali e composti organici

La chimica organica studia il comportamento e le caratteristiche delle molecole contenenti C. Gli idrocarburi sono i composti più semplici e fungono da punto di partenza per lo studio delle molecole più complesse.

Gli idrocarburi sono catene di atomi di C legati ad un certo numero di atomi di H fino a saturare il bisogno di elettroni del C per arrivare all'ottetto. Gli idrocarburi si distinguono se nella catena carboniosa vi sono solamente legami singoli o vi sono anche doppi o tripli legami. Queste molecole possono essere lineari, ramificate o cicliche. La presenza di soli legami singoli tra C rende la molecola satura di H, cioè contiene il

massimo numero di atomi di H legati, mentre se vi è anche un solo legame multiplo allora ne conterrà un numero inferiore perciò la molecola viene detta insatura.

Essendo costituiti unicamente da legami apolari, gli idrocarburi sono totalmente idrofobici.

Sostituendo uno o più H con altri atomi o molecole, le caratteristiche chimiche e fisiche variano. L'atomo o la molecola sostituente è un gruppo funzionale (o sostituente) e definisce una nuova classe di composti. Qualche esempio: se al posto di un H nell'idrocarburo vi è un gruppo -OH (ossidrilico) allora il composto è un alcole (es.: CH_3CH_2OH alcole etilico o etanolo). Peraltro, la presenza di un gruppo -OH rende la molecola solubile in acqua.

Nella tabella a fianco vengono descritti alcuni dei principali gruppi funzionali. Va sottolineato in una molecola organica possono poi essere presenti anche più gruppi funzionali: negli amminoacidi, ad esempio, si trovano sia un gruppo amminico che un gruppo carbossilico.

Gruppo funzionale	Struttura	Famiglia
ossidrile	R - OH	Alcoli
carbossilico	R - C(=O) - OH	Acidi grassi
carbonilico	R - C(=O) - H	Aldeidi
	R - C(=O) - R	Chetoni
estere	R - O - C(=O) - R	Esteri
amminico	$R - NH_2$	Ammine

R: resto della molecola (variabile)

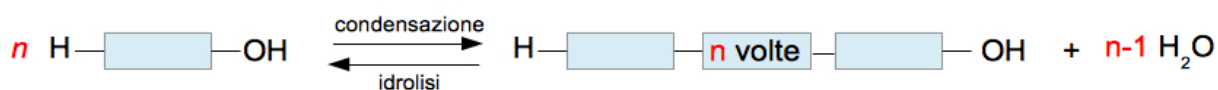
4.e Micromolecole e macromolecole: condensazione e idrolisi

Negli organismi viventi sono presenti molte varietà di molecole organiche. Si nota tuttavia che ve ne sono alcune enormi (es.: DNA, proteine, ...), altre molto più piccole ma affini chimicamente alle prime.

Molte molecole più grandi vengono prodotte a partire da più molecole piccole, facilmente reperibili nell'ambiente in cui vivono. Vi sono cioè micromolecole che si legano tra loro per formare macromolecole aventi funzioni biochimiche particolari. Si può riassumere il loro rapporto considerando le micromolecole come mattoni e le macromolecole come edifici.

La costruzione prende il nome di polimerizzazione e avviene usando "mattoni" anche molto diversi. Notevole è il fatto che dalle macromolecole biologiche in disuso sia possibile riciclare le micromolecole di partenza.

Nelle biomolecole è la condensazione che lega le micromolecole (monomeri) ottenendo una macromolecola (polimero) più un certo numero di molecole d'acqua. Le micromolecole organiche hanno almeno un H ed un OH che durante la condensazione vengono rilasciati permettendo la polimerizzazione e le molecole si congiungono là dove c'erano gli H e OH. I gruppi H ed OH espulsi si riuniscono sotto forma di un certo numero di molecole di acqua (n-1, dove n è il numero di molecole organiche polimerizzate).

n H—▭—OH ⇄ (condensazione → / ← idrolisi) H—▭—n volte—▭—OH + n-1 H_2O

Una macromolecola biologica può essere successivamente depolimerizzata per idrolisi: in presenza di acqua vengono spezzati i legami precedentemente condensati. In questo modo è possibile riciclare le micromolecole di partenza (o dei polimeri più piccoli) per ulteriori polimerizzazioni. Una reazione come questa, che può dirigersi in entrambe le direzioni viene detta reversibile.

I polimeri biologici si differenziano sostanzialmente per il numero delle molecole implicate nel processo, la tipologia delle micromolecole ed anche il punto preciso in cui avviene la polimerizzazione. Spesso infatti, le micromolecole biologiche possono avere più H ed OH: cambiando punto della condensazione cambia la struttura generale ed il significato biologico della macromolecola finale può essere diverso.

Tutte le bio-macromolecole più importanti derivano da una condensazione di più monomeri: i polisaccaridi dai monosaccaridi, i trigliceridi da glicerina ed acidi grassi, le proteine dagli aminoacidi ed infine DNA ed RNA devono la loro costruzione a monomeri chiamati nucleotidi.

5. Carboidrati

I carboidrati sono bio-molecole ricche in gruppi -OH. Vengono anche chiamati zuccheri o saccaridi, perché della loro famiglia fa parte anche lo zucchero comune. Si usa anche glucidi, dal greco *glykys* = dolce.

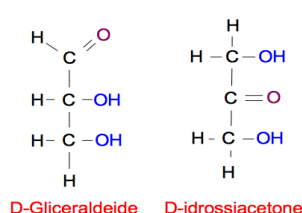
5.a Mono-saccaridi

I monomeri hanno una catena carboniosa alla quale si legano numerosi atomi di H, qualche gruppo -OH ed un gruppo carbonilico C=O. La formula bruta generale è $C_nH_{2n}O_n$ anche se esistono eccezioni. Possono essere classificati considerando quattro caratteristiche molecolari principali: **a)** numero di atomi di C; **b)** posizione del gruppo carbonile; **c)** posizione relativa dei gruppi ossidrile; **d)** stechiometria imprecisa (zuccheri modificati).

5.a.1 Numero di atomi di C

La catena carboniosa centrale è satura e costituita da un numero di atomi di C da 3 fino a 7. Il numero identifica la famiglia (es.: 3C = treosi) e permette di risalire alla sua formula bruta. Es.: 3C = $C_3H_6O_3$.

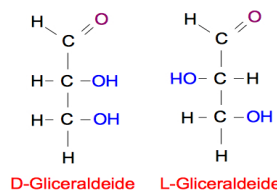
5.a.2 Posizione del gruppo carbonile

D-Gliceraldeide D-idrossiacetone

Il gruppo carbonile C=O è sempre presente. In posizione iniziale dà luogo ad una aldeide, mentre se è confinato fra due atomi di C allora è un chetone. Avremo quindi dei mono-saccaridi aldosi o chetosi.

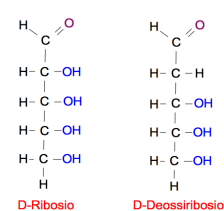
Di fianco sono riportati due esempi: la gliceraldeide è aldosa, mentre il di-idrossi-acetone è un chetone. Entrambe però hanno formula bruta $C_3H_6O_3$.

5.a.3 Posizione relativa dei gruppi ossidrile

I gruppi ossidrile possono disporsi diversamente rispetto alla catena carboniosa rendendo la struttura molecolare un poco diversa. Nella gliceraldeide, ad esempio, il gruppo ossidrile legato al C centrale può essere allineato all'altro gruppo ossidrile, oppure opposto ad esso.

D-Gliceraldeide L-Gliceraldeide

La posizione relativa viene indicata con le lettere D (destra) oppure L (*levo*, che in latino significa sinistra). Questa caratteristica, che distingue diverse sostanze organiche sulla base della loro simmetria si chiama enantiomeria. Molecole con questa differenza interagiscono diversamente con la luce polarizzata.

5.a.4 Stechiometria imprecisa

D-Ribosio D-Deossiribosio

In alcuni casi la formula stechiometrica dei mono-saccaridi non è un multiplo di $C_n(H_2O)_n$. E' il caso del deossiribosio: Si parla in questi casi di zuccheri modificati. Il ribosio è il mono-saccaride "normale" avente formula bruta $C_5H_{10}O_5$. Il deossiribosio è una molecola di ribosio con un O ossidrilico in meno. La sua formula bruta è $C_5H_{10}O_4$.

5.a.5 Funzioni principali dei monosaccaridi

I monosaccaridi sono spesso coinvolti nel metabolismo cellulare, sia come reagenti che come prodotti. Trovano impiego anche nella costruzione di molecole chiave per l'informazione (nucleotidi). Tutti i monosaccaridi sono molto solubili in acqua e, non ionizzando, producono soluzioni acquose neutre.

La gliceraldeide si forma durante la demolizione del glucosio da parte della cellula, per ottenerne energia. Ribosio e deossiribosio sono aldo-pentosi che fanno parte dei nucleotidi, i monomeri di RNA e DNA.

Il galattosio è uno zucchero esoso: si trova nel latte in forma combinata (nel disaccaride lattosio). Il fruttosio è presente nella frutta e nel miele. Viene usato come dolcificante perché è più dolce del saccarosio (e se ne dovrebbe usare meno), ma poi è comunque convertito in gliceraldeide da fegato e intestino. Il glucosio è il mono-saccaride più diffuso in natura. Si produce per fotosintesi ed è il combustibile della respirazione negli organismi aerobici. Si suppone che il metabolismo energetico degli esseri viventi sia stato calibrato su questa molecola perché si ottiene facilmente anche in condizioni non biologiche a partire da aldeide formica (H_2CO).

5.b Di-saccaridi

I disaccaridi sono prodotti dalla condensazione di due monosaccaridi (esosi) attraverso la seguente reazione:

$$2\ C_6H_{12}O_6 \rightleftarrows C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$$

Il legame che si forma è chiamato glucosidico. Per idrolisi si ottengono di nuovo i monosaccaridi.

Il saccarosio (lo zucchero comune) è tra i più noti ed è il condensato di glucosio e fruttosio. Questa sintesi avviene solo nei vegetali e nei cianobatteri. Tra i vegetali viene prodotto da canna da zucchero e barbabietole, ma anche nella frutta, in cui è spesso presente assieme a fruttosio.

Il lattosio è lo zucchero del latte, una secrezione delle ghiandole mammarie femminili dei mammiferi. Esso è condensato da glucosio e galattosio, entrambi aldo-esosi. Costituisce la fonte di energia primaria per i neonati dei mammiferi, che si alimentano con il latte materno e poi idrolizzano la maggior parte dei costituenti.

Il trealosio condensa due molecole di glucosio condensate tra il C_1 e il C_4 dei due zuccheri. Esso si trova nei tessuti di funghi ed insetti. Nel sangue dei tardigradi (insetti) aiuta loro di sopravvivere a condizioni chimico-fisiche estreme.

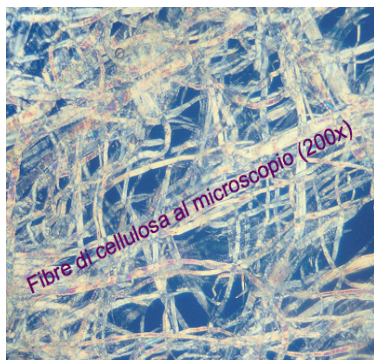
Il maltosio si produce invece per idrolisi di un polisaccaride ed è formato da due molecole di glucosio, come il trealosio, ma il suo legame glucosidico è tra i due C_1.

5.c Oligo-saccaridi

Gli oligosaccaridi sono prodotti dalla condensazione di pochi mono-saccaridi (da tre a poche decine). Spesso si trovano sulla membrana cellulare dove hanno funzioni di riconoscimento cellulare e di ricezione molecolare. In genere formano corte catene anche ramificate di monosaccaridi che si legano a proteine o a lipidi per formare glico-proteine o glico-lipidi. I glico-lipidi presenti nella membrana dei globuli rossi definiscono le specie A, B e 0: due tipi diversi di glico-lipidi danno le specie A, B e AB, se non c'è nessuno dei due è detta 0.

5.d Poli-saccaridi

I poli-saccaridi si producono condensando centinaia o migliaia di monosaccaridi. Il loro peso molecolare è enorme ed anche per questo, pur essendo molecole idratate (solvatate) sono insolubili. Alcuni sono formati da un solo tipo di monosaccaride (glucosio: omo-poli-saccaridi) ed altri da specie diverse (etero-poli-saccaridi).

La polimerizzazione avviene in diversi punti o più punti dei vari monomeri creando strutture finali varie, molto complesse e ramificate. I polisaccaridi possono avere funzione di riserva energetica (fonte di molecole come il glucosio), strutturale oppure di adesione e riconoscimento cellulare. I polisaccaridi con funzione di riserva sono formati da glucosio. Nei vegetali il principale poli-saccaride con questa funzione è l'amido che si trova principalmente nei frutti, nei semi e nei tuberi. Anche gli eterotrofi producono un poli-saccaride di riserva fatto di glucosio: il glicogeno. Lo si trova nei muscoli e nel fegato degli animali ed anche nei funghi.

I polisaccaridi sono utilizzati anche per la protezione esterna delle cellule o dell'organismo stesso, sia nei vegetali che negli animali. I vegetali usano cellulosa, a base di glucosio, per allestire la parete cellulare. La chitina è un polimero abbondante nella parete cellulare dei funghi e dell'esoscheletro di vari artropodi, tra cui insetti e crostacei. Esso si condensa da glucosammina (glucosio in cui un -OH è sostituito con $-NH_2$). Il peptidoglicano (o mureina) è un polisaccaride legato a proteine e costituisce la parete cellulare batterica.

Infine tra i polisaccaridi con funzioni di adesione e/o riconoscimento cellulare può essere fatto l'esempio della pectina, un etero-poli-saccaride che cementa le cellule vegetali, per esempio nella frutta, consentendo la comunicazione diretta cellula-cellula.

6. Lipidi

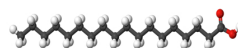
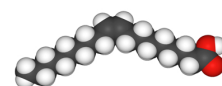
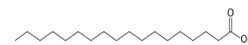
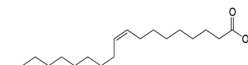
I lipidi (dal greco *lipòs* che significa grasso) sono composti prevalentemente idrofobici (apolari) e talvolta anfipatici. Per questo sono untuosi e poco solubili in acqua.

6.a Trigliceridi

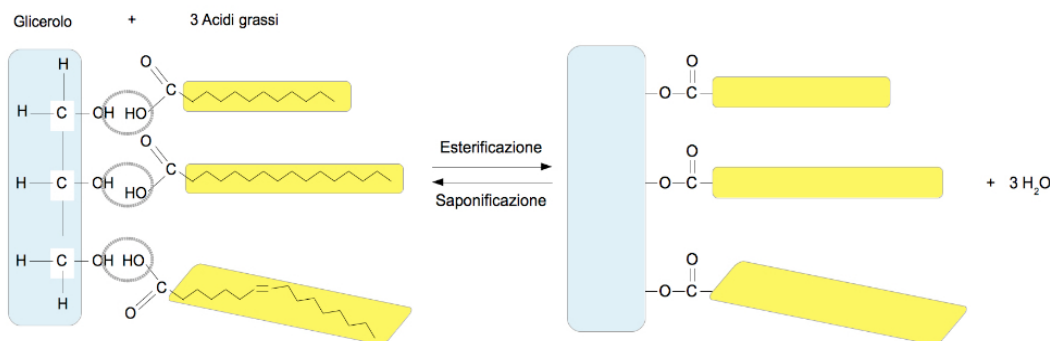
I trigliceridi (o grassi) sono depositi di energia chimica. Queste sostanze vengono sintetizzate ed immagazzinate dagli organismi, che poi le demoliscono per ottenere energia. Si ottengono da condensazione (esterificazione) di una molecola di glicerina con tre molecole di altrettanti acidi grassi.

Glicerina

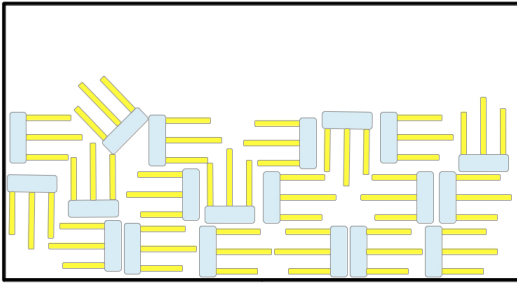
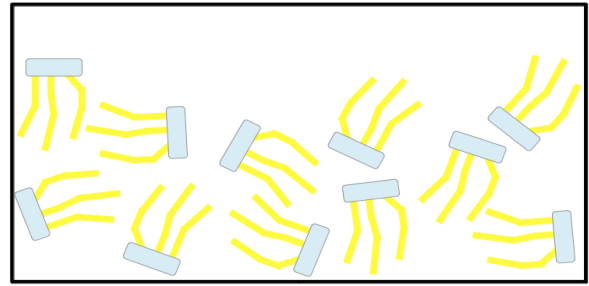
La molecola di glicerina (o glicerolo) ha una catena C_3 legata a tre ossidrili (uno per C) ed il resto con H. A causa della presenza di 3 gruppi OH, questa sostanza è molto solubile in acqua.

Gli acidi grassi sono catene idrocarburiche con un gruppo carbossilico. In genere nei sistemi biochimici prevalgono acidi grassi con un numero pari di C, da 4 a 30, che talvolta presenta uno o più doppi legami C=C. Gli acidi grassi sono saturi se non hanno doppi legami (il C è *saturo* di atomi di H), mentre quelli con doppi legami sono insaturi (poli-insaturi se ne hanno più di uno). I doppi legami impediscono alla catena di ruotare; inoltre forma angoli di 180° che deforma l'assetto lineare della molecola.

C_{18} saturo: **acido stearico**

C_{18} insaturo: **acido oleico**

Gli acidi grassi sono anfipatici perchè il gruppo carbossilico è ionizzabile: sono a tutti gli effetti degli acidi deboli.

6.a.1 Reazione di condensazione (esterificazione)

La condensazione tra glicerina e tre acidi grassi forma un "tetramero" che non può condensare altre molecole perché non ha altri -OH. Il trigliceride finale possiede soprattutto legami apolari ed è perciò idrofobico. Dal momento che si formano tre gruppi funzionali "esteri" (-O-CO-) la reazione è una esterificazione.

6.a.2 Caratteristiche dei trigliceridi

I grassi naturali sono miscele di trigliceridi in cui abbondano certi acidi grassi mentre altri sono più scarsi. Negli animali spesso vi sono più trigliceridi saturi rispetto a quelli insaturi. Nei vegetali invece sono più abbondanti quelli insaturi (detti anche olii). Ma non sempre è così: l'olio di palma è ricco infatti di grassi saturi, mentre è noto che i pesci contengono grassi poli-insaturi.

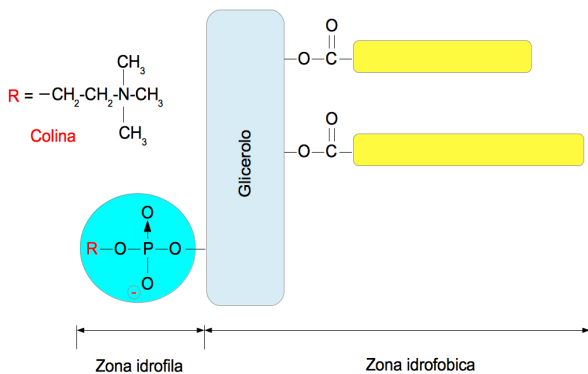
In generale i grassi saturi sono solidi a temperatura ambiente, mentre quelli insaturi sono liquidi e questo è dovuto alle diverse forme strutturali delle molecole. Infatti i trigliceridi saturi hanno molecole ordinate a causa della linearità degli acidi grassi saturi, quindi si dispongono meglio ed in modo più denso. I trigliceridi insaturi hanno forme più irregolari che ostacolano l'addensamento.

I trigliceridi costituiscono una parte della riserva energetica, ma non solo. Nei mammiferi, ad esempio si addensano in zone sottocutanee (adipe) isolando termicamente: così possono resistere a basse temperature (orsi polari). Nei vegetali questi grassi sono particolarmente abbondanti in alcuni tipi di semi, nei quali rappresentano una vera e propria dispensa per aiutare lo sforzo energetico della eventuale germogliazione.

6.A.3 Reazione di saponificazione

I trigliceridi ripristinano i monomeri di partenza per saponificazione: negli organismi viventi è regolata da un enzima (lipasi) che li degrada a glicerina ed acidi grassi. I prodotti finali possono essere poi convertiti per dare glucosio e quindi metabolizzati o trasformati in altri lipidi.

La saponificazione industriale o artigianale per bollitura di grasso animale o vegetale insieme a soda caustica (NaOH) produce un impasto lavorabile noto con il nome di sapone. La sua efficacia nel detergere dallo sporco dipende dalla natura anfipatica degli acidi grassi presenti: sciolgono sia lo sporco apolare, che quello idrofilo.

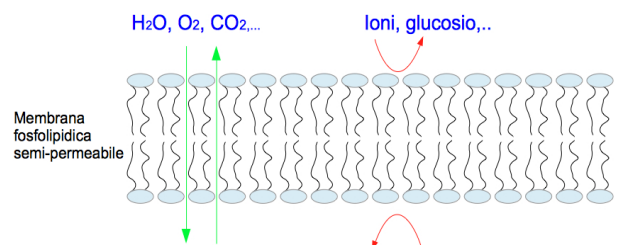
6.b Glicolipidi e fosfolipidi

Glicolipidi e fosfolipidi sono digliceridi (glicerina + due acidi grassi) ed una terza molecola che per i fosfolipidi è un fosfoderivato complesso, mentre per i glicolipidi è un oligosaccaride.

6.B.1 Fosfolipidi

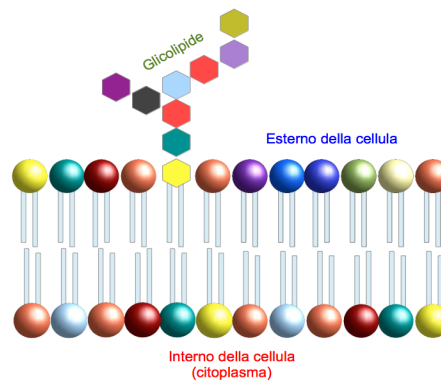
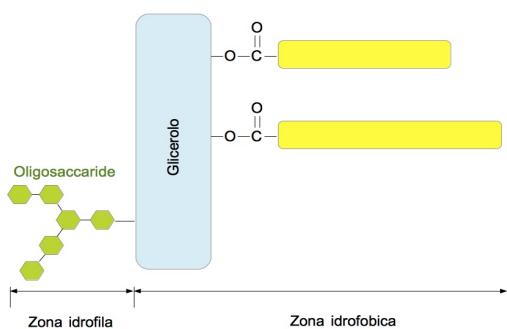
Sono caratterizzati da una molecola contenente un gruppo fosfato ionizzato. E' perciò una sostanza anfipatica e in acqua forma emulsioni come micelle o liposomi.

Sono i principali componenti della membrana cellulare e delle membrane interne delle cellule eucarioti.

Le molecole del doppio strato di membrana sono vicine, ma libere di muoversi. Esse consentono alla membrana di deformarsi senza rompersi. Questa struttura è semi-permeabile, cioè attraversabile solo da alcune sostanze. L'acqua, che può attraversarla, si diffonde dove è meno concentrata, con un movimento di fluidi detto osmosi.

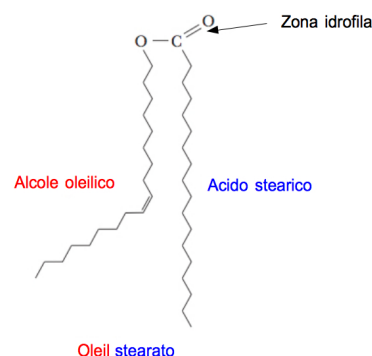
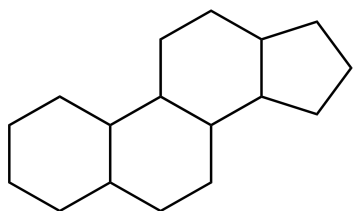
La membrana fosfolipidica della cellula viene liberamente attraversata da atomi o molecole di piccole dimensioni, non ionizzate. Tra queste: l'acqua, l'O_2, l'etanolo, e così via. Non viene attraversata da ioni (anche il più piccolo, l'H^+), perché fermati dalla testa idrofila. La membrana blocca anche molecole troppo ingombranti come macromolecole, ma anche micro-molecole come il glucosio.

6.B.2 Glicolipidi

In questo caso il digliceride viene condensato con un oligosaccaride. La molecola finale quindi ha sempre una zona idrofobica ed una idrofila (quella del carboidrato), ma quest'ultima non è ionizzata. I glicolipidi si trovano soprattutto sulla superficie esterna delle membrane, dove si alternano con le molecole fosfolipidiche.
Essi hanno funzione di riconoscimento molecolare e/o cellulare; in gergo sono detti recettori. Nei globuli rossi

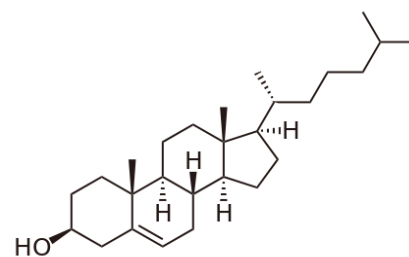
del sangue, i glicolipidi presenti all'esterno determinano il gruppo sanguigno (vedi anche *par. 5.c*).

6.c Cere

Le cere si formano per esterificazione di un acido grasso con un alcole, entrambi a lunga catena idrocarburica. Gli acidi grassi usati per produrre cere sono spesso saturi, mentre gli alcoli sono saturi o insaturi, ma anche steroli (come il colesterolo, vedi 6.d).

Le cere sono idrofobiche e conferiscono a molti organismi una certa idrorepellenza, come accade alla pelle degli animali, alle piume degli uccelli od alle foglie di alcuni tipi di piante.

Le cere hanno prevalentemente funzioni protettive e strutturali, ma, se saponificate, possono fornire sostanze dalle quali ottenere energia.

6.d Steroidi

Gli steroidi hanno una struttura molecolare policiclica di base costituita da tre anelli esagonali ed uno pentagonale di C, detta anche sterano, un idrocarburo a cui possono essere legati diversi gruppi funzionali . Tale struttura non si ottiene per condensazione, perciò gli steroidi non sono saponificabili. A causa della loro idrofobia, essi sono insolubili in acqua e untuosi al tatto ed è per questo che vengono considerati lipidi.

Negli organismi viventi sono stati identificati molti steroidi, ma i più noti sono il colesterolo e alcuni ormoni.

I l colesterolo è uno alcole steroideo (contiene ossidrili). Si trova nella membrana cellulare animale fra i due strati di fosfolipidi, con il gruppo -OH vicino alle teste polari dei fosfolipidi, diminuendo così la fluidità del mosaico, ma aumentando la stabilità meccanica e la flessibilità della membrana. Questa molecola proviene da una sintesi endogena (interna) e solo il 10% circa dall'alimentazione. Inoltre è un reagente per la produzione di diversi ormoni e anche della vitamina D. Il colesterolo nel sangue è invece una miscela di lipoproteine e lipidi contenenti “anche” colesterolo.

Gli ormoni steroidei sono prodotti nelle gonadi (testicoli ed ovaie) per trasformazione di colesterolo. Queste sostanze hanno grande influenza sul metabolismo, la crescita e la riproduzione di un individuo: dopo essere state sintetizzate viaggiano nell'apparato circolatorio e bloccate da precisi recettori colpiscono le cellule bersaglio e vengono inserite nella cellula all'interno della quale attivano processi particolari.

Gli ormoni steroidei o sessuali tipici dei mammiferi sono suddivisi in tre famiglie: 1) gli androgeni come il testosterone prodotto nei testicoli, ma anche in piccole quantità nell'apparato genitale femminile; 2) gli estrogeni come l'estradiolo e 3) il progesterone prodotti dalle ovaie.

7. Aminoacidi e proteine

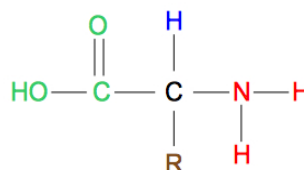
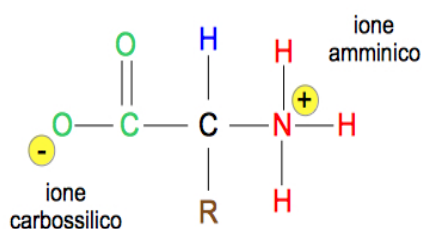
7.a Definizione, differenze e collegamento tra aminoacidi e proteine

Tolta l'acqua, in un essere vivente vi è almeno il 50% in peso di materiali proteici: essi sono quindi le molecole organiche più abbondanti negli organismi. Le proteine sono macro-molecole formate da aminoacidi.

Il nome *aminoacido* (*AA*) deriva dalla presenza di un gruppo amminico ed un gruppo carbossilico legati ad un C centrale assieme a H e ad un gruppo R. Nell'ampia famiglia chimica degli AA vi sono centinaia di diversi gruppi R (e quindi altrettanti AA). Tuttavia, le proteine degli esseri viventi sono costruite usando solamente 20 AA diversi (e quindi 20 gruppi R diversi).

7.b Caratteristiche chimiche degli aminoacidi

La molecola base degli AA ha un atomo di C centrale, i cui quattro legami covalenti sono legati a:

1) un gruppo amminico ($-NH_2$)
2) un atomo di idrogeno
3) un gruppo R
4) un gruppo carbossilico ($-COOH$)

L'unica variante tra un AA e l'altro è quindi il gruppo R: nelle proteine ne vengono usati 20 tipi diversi.

Gli AA in acqua sono soluti ionici. Il carbossile $–COOH$ perde uno ione H^+, il gruppo amminico assorbe uno ione H^+ e da $–NH_2$ diventa $–NH_3^+$. In questo modo il pH non varia, a meno che il gruppo R interferisca. In biochimica le molecole che presentano una doppia ionizzazione a polarità opposta, cioè sono sia positive che negative, si chiamano zwitterioni (dal tedesco: duplice ione o ione ibrido).

7.b.1 I gruppi R

Esistono molti gruppi R che si possono legare agli AA, ma solo 20 sono monomeri delle proteine e sono codificati dagli acidi nucleici.

Si possono suddividere in tre categorie, in funzione della polarizzazione del gruppo R:

- apolari o idrofobici (9)
- polarizzati ma non carichi elettricamente (6)
- ionizzati acidi o basici (2 + 3)

7.b.1.a Aminoacidi con gruppo R apolare o idrofobico

Il gruppo R è quasi sempre una molecola caratterizzata da legami C-C o C-H e come tali, apolari. La glicina, il più semplice in quanto il gruppo R è un atomo di H. L'alanina in cui il gruppo R è $-CH_3$. E vi sono catene contenenti zolfo come nella metionina (gruppo R: $-CH_2-CH_2-S-CH_3$). Infine possono contenere anelli aromatici tipo benzene. Questi AA sono fondamentali nel garantire i ripiegamenti delle proteine.

7.b.1.b Aminoacidi con gruppi R polarizzati

In questi AA il gruppo R contiene gruppi funzionali (soprattutto ossidrili) in grado di legarsi all'acqua con *ponti H*. La serina, ad esempio, ha una catena $-CH_2OH$. Un altro è la cisteina, che contiene S, ma ha una formula simile alla serina: $-CH_2SH$.

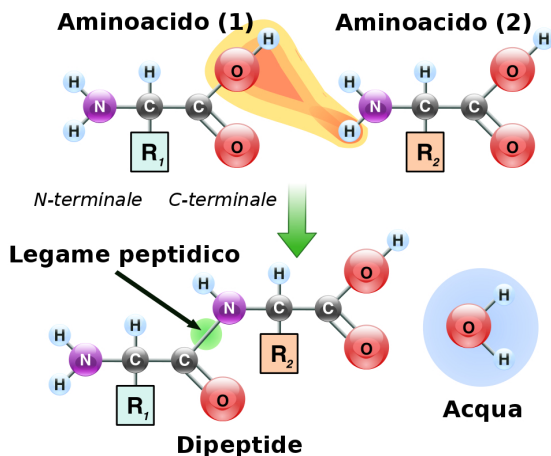
7.b.1.c Aminoacidi con gruppo R ionico acido

Vi sono due AA in questo gruppo: acido aspartico ($-CH_2COOH$) e acido glutammico ($-CH_2CH_2COOH$). Tali AA sono acidi perchè rilasciano ioni H^+. In alcune proteine sono responsabili dell'assorbimento di ioni metallici.

7.b.1.d Aminoacidi con gruppo R ionico basico

Sono tre, tutti aventi un gruppo amminico nella catena R in grado di ionizzarsi ed assorbire ioni H^+ dall'ambiente acquoso. Questo è il caso della lisina ($-CH_2-CH_2-CH_2-CH_2-NH_2$). Anche questi AA come i precedenti partecipano alle interazioni elettrostatiche che danno forma particolare alle proteine.

7.c Condensazione e idrolisi

La condensazione avviene tra il gruppo carbossilico di un AA e il gruppo amminico di un altro, con espulsione di una molecola d'acqua. Il C carbossilico e l'N amminico si legano con un legame peptidico. I gruppi amminici e carbossilici rimanenti potranno continuare indefinitamente la polimerizzazione.

Gli aminoacidi condensati (monopeptidi o peptidi) sono chiamati residui, mentre la macromolecola che si forma è un polipeptide o proteina. Nella lettura delle sequenze proteiche, gli AA vengono solitamente identificati con una sigla di tre lettere, quasi sempre quelle iniziali (es.: glicina, *gly*).

La successione degli AA in un polipeptide è solo apparentemente casuale ed ha un valore fondamentale per forma e funzione finale.

Le catene polipeptidiche e le proteine in genere sono polimeri con centinaia o migliaia di AA: la proteina più breve che produciamo è il lisozima, un enzima digestivo costituito da 129 residui.

La idrolisi di queste lunghe catene produce una serie di polipeptidi e oligopeptidi sempre più piccoli fino ad avere i singoli AA: in genere questo avviene durante la "digestione" di una o più proteine. Tale meccanismo consente agli organismi di riciclare gli AA necessari, senza doverli sintetizzare ogni volta.

7.d Proteine

Le proteine condensano da poche decine fino a diverse migliaia di AA. La distinzione tra *polipeptide* e *proteina* si intende come completamento: il polipetide è il semplice polimero (fino a 10^4 uma di massa molecolare), la proteina è la sostanza che, dopo elaborata evoluzione diventa funzionale per la cellula.

7.d.1 Forma e solubilità delle proteine

Le proteine si classificano in base alla loro forma e solubilità (configurazione): fibrose, globulari o di membrana.

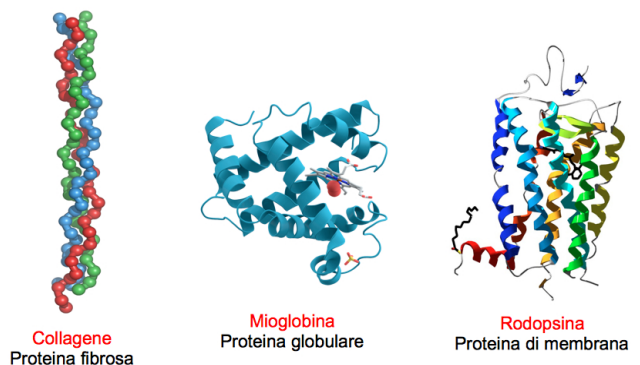
Le proteine fibrose hanno forma lineare o planare e in genere hanno funzioni strutturali o legate al movimento. Esempi sono le cheratine ed il collagene. Sono insolubili in acqua perché i gruppi R sono principalmente apolari. La polimerizzazione può svilupparsi secondo due modalità: α spirale (lineare) oppure β foglietto (planare).

Collagene
Proteina fibrosa

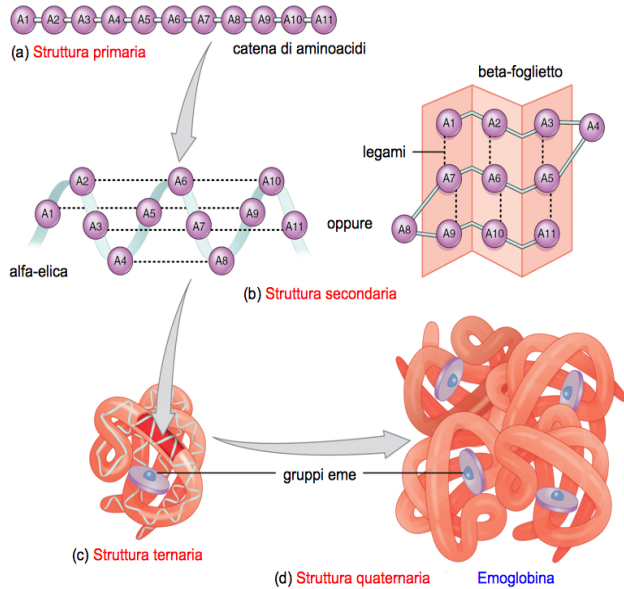
Mioglobina
Proteina globulare

Rodopsina
Proteina di membrana

Le proteine globulari hanno forma grossolanamente sferica o globosa, il che consente una maggiore facilità di trasporto e diffusione in acqua. Inoltre il ripiegamento del polipeptide porta all'interno le parti idrofobiche, lasciando all'esterno quelle idrofile favorendo la loro solvatazione. Molte proteine del citoplasma hanno queste caratteristiche, pur avendo funzioni molto diverse.

Le proteine di membrana si trovano inglobate nella membrana ed hanno uno sviluppo grosso modo cilindrico. La parte a contatto con le code apolari della membrana è ricca di gruppi idrofobi. Al di fuori prevalgono invece i gruppi idrofili. Queste proteine hanno un ruolo di supporto nelle tecniche di trasporto e riconoscimento cellulare attraverso la membrana.

7.D.2 Evoluzione strutturale

La conformazione spaziale di una proteina è fondamentale affinché questa esplichi la sua attività biologica. La proteina può essere paragonata ad una struttura tridimensionale articolata su 4 livelli, in relazione fra di loro.

La struttura primaria è caratterizzata dalla sequenza specifica degli AA della catena peptidica e dal numero di catene. Questa struttura deve la sua importanza al fatto che il particolare ripiegamento e la funzione finale della proteina dipende dalla successione degli AA. Non è quindi un caso che tale sequenza sia conservata in modo criptato nella sequenza polimerica del DNA.

La struttura secondaria consiste nella conformazione spaziale delle catene; ad esempio la conformazione a spirale (α elica), stabilizzata da ponti H, quella planare (β foglietto), quella a tre filamenti intrecciati (propria del collagene) o quelle globulari appartenenti al gruppo KEMF (cheratina, epidermina, miosina, fibrinogeno), in cui varie molecole globulari si dispongono linearmente, come le perle di una collana.

La struttura ternaria consiste in un ripiegamento complesso di varie strutture lineari o planari a formare una configurazione globulare. Dal punto di vista termodinamico è la forma con energia libera più bassa e quindi più stabile.

Si produce e mantiene grazie a diversi fattori, come ponti disolfuro, ponti H, legami ionici e forze di Van der Waals soprattutto coinvolgendo i gruppi R.

Fondamentali per il modellamento di questa struttura ternaria sono le *chaperonine*, proteine chiamate anche "dello stress" o "dello shock termico", per il loro ruolo nella rinaturazione delle proteine denaturate. La natura e l'entità dei ripiegamenti di una proteina è prevista dalla struttura primaria.

La struttura quaternaria deriva dall'associazione di due o più unità polipeptidiche, unite tra loro da legami deboli (e a volte ponti disolfuro) in un modo molto specifico, come ad esempio avviene nella costituzione dell'enzima fosforilasi, costituito da quattro sub-unità, o dall'emoglobina, la molecola responsabile del trasporto dell'ossigeno nell'organismo. Le proteine che contengono anche una parte non polipeptidica, detta *gruppo prostetico*, sono dette proteine coniugate: un esempio è proprio il gruppo eme contenuto nelle sub-unità dell'emoglobina.

La conformazione spaziale di una proteina è fondamentale affinché questa possa operare. I biochimici considerano la relazione struttura = funzione come una legge fondamentale per comprendere le proteine.

Denaturare una proteina significa distruggerne la conformazione spaziale, rompendo i legami H e ponti disolfuro per mezzo di acidi, basi, calore, radiazioni o agitazione (un esempio di denaturazione si verifica cuocendo un uovo: la proteina albumina da trasparente diventa lattiginosa). La denaturazione non idrolizza la proteina ma, pur mantenendo intatta la sua natura polimerica, non ne consente più il corretto funzionamento.

7.D.3 Funzione e forma di alcune proteine

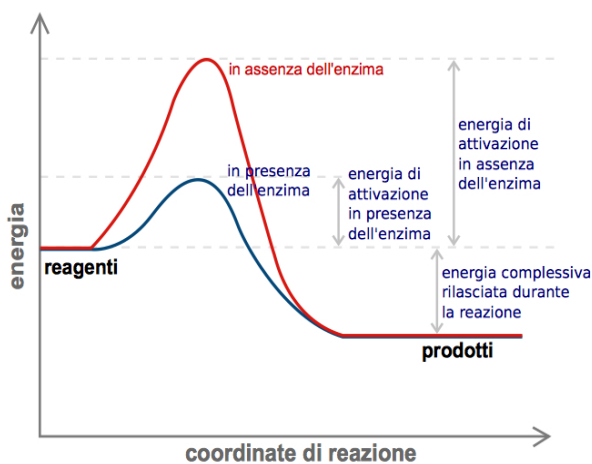
La funzione di una proteina dipende dalla sua conformazione, che porterà ad una forma specifica. Come già constatato vi sono proteine con uno sviluppo particolare nello spazio (fibrose e planari) ed altre con una forma irregolare (globulari). Quasi sempre la funzione di una proteina dipende dalla capacità di riconoscere un’altra molecola (o ione, o atomo) con la quale si lega.

La tabella che segue mostra alcuni esempi di proteine e le loro funzioni.

Tipologia	Funzione	Esempi
Proteine strutturali	Supporto	Collagene e d elastina sono nei tessuti connettivi dei tendini e legamenti. La cheratina è la proteina fibrosa dei peli, corni, penne, piume, unghie,...
Proteine di deposito/riserva	Deposito di aminoacidi	L'albumina costituisce la riserva di AA nelle uova, mentre la caseina lo è nel latte materno.
Proteine di trasporto	Trasporto di altre sostanze	L'emoglobina trasporta ossigeno nel sistema circolatorio.
Proteine ormonali	Coordinamento di attività corporee	L'insulina contribuisce alla regolazione del glucosio nel sangue.
Proteine recettoriali	Risposta della cellula a stimoli chimici	I recettori presenti sulle cellule nervose rispondono ai segnali chimici di altre cellule nervose.
Proteine contrattili	Movimento	Actina e miosina sono responsabili del movimento dei muscoli.
Proteine di difesa	Protezione contro le malattie	G l i anticorpi riconoscono e combattono virus e batteri.
Proteine enzimatiche	Accelerazione di reazioni chimiche	Gli enzimi digestivi come la lipasi idrolizzano macromolecole.

7.e Enzimi

Gli enzimi sono catalizzatori capaci di aumentare la velocità di una specifica reazione chimica. La velocità di reazione è la velocità con cui appaiono i prodotti. La velocità e l'esito favorevole di una reazione chimica dipendono dalla rapidità con cui avvengono i singoli passaggi di una reazione (contatto, urto efficace, rottura di legami pre-esistenti e formazione di nuovi legami).

Una reazione genera prodotti se i reagenti superano la soglia denominata energia di attivazione (E_{att}) che serve fondamentalmente per rompere i legami pre-esistenti. Più bassa è la soglia di attivazione, maggiore sarà la probabilità e la velocità con cui avverrà la reazione. E' possibile abbassare la E_{att} in due modi: 1) aumentando la temperatura (aumenta l'energia iniziale); 2) diminuendo l'energia di attivazione.

Il secondo punto si verifica se nei reagenti i legami da rompere vengono indeboliti: le sostanze capaci di ciò sono chiamate catalizzatori ed il processo relativo, catalisi. Gli esseri viventi usano proteine chiamate enzimi. Essendo specifici per determinate reazioni ve ne sono moltissimi: ne sono stati studiati migliaia ed alcuni sono sfruttati dall'industria per applicazioni di vario genere.

Il ruolo dell'enzima favorisce le reazioni facendo interagire il *substrato* (la molecola o le molecole che partecipano alla reazione) con il proprio *sito attivo* (la parte di enzima in cui avviene la catalisi), formando un *complesso*. L'enzima altera la stabilità del legame, che diventando più fragile potrà rompersi più facilmente. Dopo la reazione, il prodotto viene allontanato dall'enzima, che rimane disponibile per interagire con nuove molecole.

Ciò dà un vantaggio notevole in quanto gli enzimi possono continuare a catalizzare parecchie molecole reagenti: infatti la caratteristica peculiare di queste proteine è che non si modificano chimicamente, ma rimangono inalterati dopo ogni catalisi.

8. NUCLEOTIDI ED ACIDI NUCLEICI

8.a Nucleotidi

I nucleotidi sono molecole complesse costituite da tre sub-unità legate tra loro con legami covalenti:

a. uno o più gruppi fosfato;
b. un monosaccaride a cinque atomi di carbonio (aldo-pentoso: ribosio o deossiribosio);
c. una base azotata (purinica o pirimidinica).

Queste molecole sono i monomeri degli acidi nucleici (DNA e RNA).

8.A.1 FOSFATO

Negli acidi nucleici ogni nucleotide ha un solo gruppo fosfato. Le molecole con due o tre gruppi fosfato hanno funzioni specificatamente diverse. In ogni caso è la presenza del gruppo fosfato che conferisce ai nucleotidi ed i loro polimeri caratteristiche acide. Nei nucleotidi, il fosfato si lega in modo covalente con il monosaccaride.

8.A.2 GRUPPO SACCARIDICO

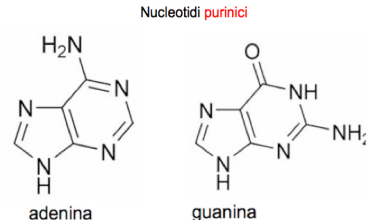
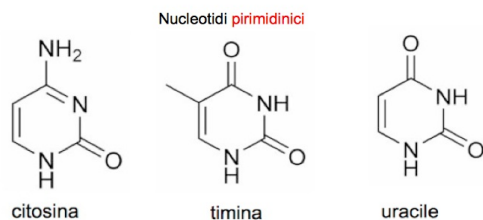
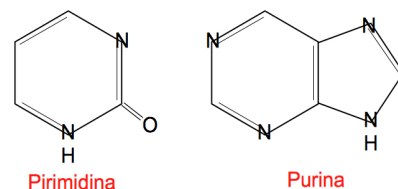
Tra il fosfato e la base azotata vi è uno zucchero pentoso: ribosio ($C_5H_{10}O_5$) o deossiribosio ($C_5H_{10}O_4$). Il deossiribosio ha un ossigeno in meno del primo: ciò sembra favorisca la stabilizzazione di polimeri a doppia elica. Nell'RNA i nucleotidi sono formati solo da ribosio, mentre nel DNA vi è solo deossiribosio.

8.A.3 BASI AZOTATE

Le basi azotate si chiamano così perché sono costituite da anelli carboniosi inframezzati da due (pirimidine) o quattro (purine) atomi di azoto. Le purine hanno due anelli (uno esagonale ed uno pentagonale con uno spigolo in comune), mentre le pirimidine hanno il solo anello esagonale. I nucleotidi di interesse biologico vengono distinti dalla base azotata presente: tre di questi sono pirimidine (citosina, timina ed uracile), mentre le purine sono due (guanina ed adenina).

Pirimidina Purina

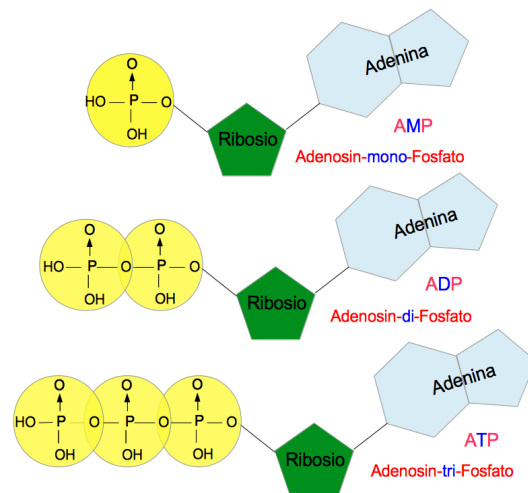
Nucleotidi pirimidinici: citosina, timina, uracile

Nucleotidi purinici: adenina, guanina

Le basi azotate sono prevalentemente insolubili ed idrofobiche e in acqua tendono a raggrupparsi in strutture impilate: ciò viene sfruttato anche nella sistemazione delle basi nei polimeri del DNA ed RNA.

8.b ADP e ATP

L'adenosin-tri-fosfato o ATP è un nucleotide formato da adenina, ribosio e tre gruppi fosfato ed è una sostanza chiave per il metabolismo energetico. Perde un gruppo fosfato per idrolisi e si trasforma in ADP (adenosin-di-fosfato), a sua volta riconvertibile in ATP mediante processi che assorbono energia.

L'ATP è un composto che rilascia piccole quote di energia come richiesto dalla stragrande maggioranza delle reazioni metaboliche. Esso viene prodotto secondo la reazione: $ADP + PO_4^{3-} + E \rightleftarrows ATP$ da vari processi metabolici, quali glicolisi, ossidazione di acidi grassi e respirazione cellulare.

L'energia rilasciata da questi processi viene immagazzinata nelle molecole di ATP con una quota pari a 7,3 kcal/mole, che viene resa disponibile attraverso idrolisi producendo ADP e così via. Questo sistema chimico perciò trasporta energia con reazioni reversibili.

8.c Acidi nucleici

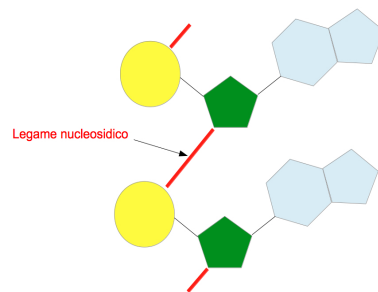
Gli acidi nucleici servono alla conservazione e trasmissione dell'informazione biologica nei viventi. Vengono prodotti per condensazione di nucleotidi. Negli organismi viventi si trovano due tipi di acidi nucleici:

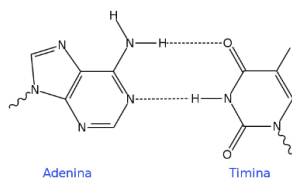
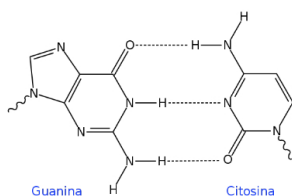
- DNA (acido deossiribonucleico) i cui nucleotidi contengono Deossiribosio;
- RNA (acido ribonucleico) i cui nucleotidi contengono Ribosio.

Per entrambi i polimeri vengono usati due nucleotidi purinici e due pirimidinici la cui sequenza è apparentemente casuale. Le pirimidine del DNA sono citosina (C) e timina (T) mentre nell'RNA sono citosina e uracile (U); le purine invece sono le stesse, cioè adenina (A) e guanina (G). Sia il DNA che l'RNA sono presenti in ogni essere vivente e ne costituiscono una vera e propria impronta biochimica. Già negli anni '40 Erwin Chargaff stabilì alcune regole cui il DNA è sottoposto: a) la sua composizione varia da una specie all'altra e in un organismo hanno la stessa composizione in tutte le sue cellule, che non viene alterata da alcun processo nel corso della sua vita; b) in tutte le molecole di DNA, la quantità di A è uguale a T, così come G è uguale a C e in generale il rapporto tra purine e pirimidine è uguale a 1 (A+G = C+T). Tutto questo venne poi spiegato con la scoperta della struttura del DNA.

8.c.1 Polimerizzazione dei nucleotidi

La polimerizzazione avviene per condensazione legando in modo covalente il gruppo fosfato di un nucleotide con il monosaccaride di un altro nucleotide.

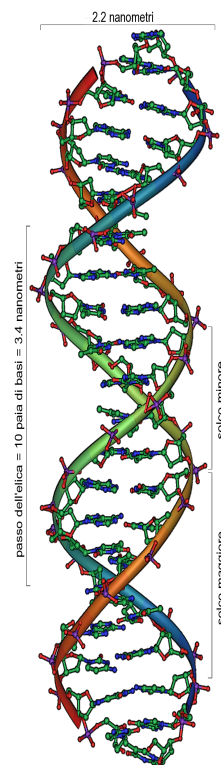
La catena del DNA è larga 2.2 - 2.6 nm ed ogni unità nucleotidica è lunga 0.33 nm. Ogni filamento può contenere diversi milioni di nucleotidi. La sequenza esatta o quasi (al 99,99%) viene trasmessa dalla cellula madre alle figlie nella mitosi, garantendo continuità biologica, che si esplica nel saper fare le stesse cose per vivere (crescita, mantenimento e riproduzione della specie).

Il DNA non è quasi mai presente sotto forma di singolo filamento, ma come una coppia di filamenti intrecciati saldamente a formare una struttura a doppia elica, grazie ad un processo chiamato coniugazione. In pratica un filamento si collega ad un altro non in modo casuale ma accoppiando una base azotata ad una corrispondente (basi coniugate) in modo che possano formarsi due (A=T) o tre (G≡C) ponti H. Due polimeri coniugati sono perciò collegati in in modo non casuale.

Guanina Citosina Adenina Timina

Accoppiamento con ponti H delle basi azotate fra loro: G≡C, A=T (A=U)

Gli scienziati J. Watson e F. Crick, grazie anche al lavoro precedente di E. Chargaff, R. Franklyn e M. Wilkins, furono i primi a descrivere la struttura del DNA sotto forma di una doppia elica. Le due spirali formano una struttura stabile perché hanno una inversa polarità di rotazione della spirale: se una si avvolge in senso orario, l'altra lo fa in senso anti-orario.

Il DNA presente negli organismi viventi può assumere diverse forme, pur conservando questa struttura a doppia spirale. Nei batteri si presenta come una singola molecola a struttura circolare chiusa, mentre nelle cellule eucarioti sono più molecole con forma lineare aperta, e molto più lunghe di quella nei procarioti.

In alcune fasi della vita cellulare degli eucarioti, il DNA si presenta addirittura moltiplicato: per favorire la duplicazione cellulare i doppi polimeri si "aprono" ed ogni metà viene ricopiata per coniugazione, mantenendo il contatto con l'altra metà. Ogni segmento duplicato, formando strutture molecolari a X note con il nome di cromosomi (*par. 12.c*).

I polimeri di RNA sono singoli e, oltre al ribosio viene scelto uracile al posto della timina.

L'RNA replica parti del DNA per coniugazione, anche se l'adenina del DNA si coniuga con l'uracile dell'RNA. Tra le diverse funzioni che compie l'RNA vi è quella di messaggero delle informazioni del DNA (mRNA), quello di trasferimento degli aminoacidi verso i ribosomi (tRNA), quello ribosomiale per il funzionamento corretto dei ribosomi (rRNA) ed altri ancora.

8.c.2 Codice genetico

Oggi sappiamo che nel DNA e nell'RNA sono trascritte informazioni sotto forma di una sequenza ben definita di nucleotidi. Tuttavia, al contrario di ciò che accade per la sequenza proteica che determina anche il funzionamento oltre che la struttura finale, la sequenza del DNA non ha strutture che cambiano, né particolari differenze nelle funzioni: tutto ciò che esprime è nascosto nella sequenza stessa.

Il codice genetico racchiuso dal DNA non è molto diverso da quello digitale: mentre quest'ultimo è una sequenza di 0 e 1, nel DNA si susseguono quattro valori A, T, C e G.

Una sequenza di nucleotidi (gene) nasconde almeno due tipi di informazioni:

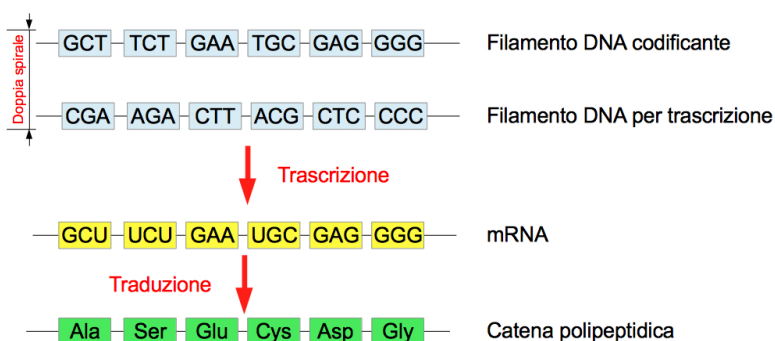
- una sequenza di aminoacidi per una proteina (DNA → mRNA), oppure per produrre molecole di RNA quali il rRNA ed il tRNA;
- le reti di regolazione dei geni che controllano il funzionamento dei geni che codificano proteine.

Parte della catena del DNA viene copiata da nucleotidi coniugati per formare mRNA. Quest'ultimo viene decodificato nei ribosomi per produrre una data sequenza di aminoacidi al fine di sintetizzare una proteina particolare. Il passaggio dal DNA al mRNA e poi ai ribosomi non cambia il significato della sequenza.

Il primo tipo di informazione viene elaborato a partire dalla decriptazione della sequenza del DNA (mRNA) considerando che vi è una corrispondenza nella catena di tre nucleotidi (codone o tripletta) per aminoacido. Si tenga conto, tuttavia che una tale corrispondenza equivale a 64 combinazioni, mentre ci sono "solo" 20 aminoacidi da codificare. Vi sono quindi più codoni per ogni aminoacido: ad esempio i codoni GGC e GGA codificano entrambi la glicina. Solo 61 di questi 64 triplette sono identificabili come aminoacidi; gli altri tre costituiscono dei codoni di termine e di inizio del codice di una proteina.

Codice	AA	Codice	AA	Codice	AA	Codice	AA
TTT	Fenilalanina	TCT	Serina	TAT	Tirosina	TGT	Cisteina
TTC		TCC		TAC		TGC	
TTA	Leucina	TCA		TAA	Stop	TGA	Stop
TTG		TCG		TAG	Stop	TGG	Triptofano
CTT		CCT	Prolina	CAT	Istidina	CGT	Arginina
CTC		CCC		CAC		CGC	
CTA		CCA		CAA	Glutammina	CGA	
CTG		CCG		CAG		CGG	
ATT	Isoleucina	ACT	Treonina	AAT	Asparagina	AGT	Serina
ATC		ACC		AAC		AGC	
ATA		ACA		AAA	Lisina	AGA	Arginina
ATG	Metionina	ACG		AAG		AGG	
GTT	Valina	GCT	Alanina	GAT	Acido Aspartico	GGT	Glicina
GTC		GCC		GAC		GGC	
GTA		GCA		GAA	Acido Glutammico	GGA	
GTG		GCG		GAG		GGG	

AA apolari — AA basici
AA polari — AA acidi
Glicina (apolare, ma forma ponti H)

Per riassumere: il DNA consente la trascrizione di un gene (una parte del polimero confinato da triplette iniziali e terminali) copiandolo come mRNA; questa agisce sui ribosomi richiamando dei codoni specifici di tRNA volta per volta, permettendo infine una corretta saldatura di aminoacidi secondo la sequenza prestabilita. Il passaggio di informazioni dal DNA alle proteine è considerato parte del dogma centrale della biologia. Solo recentemente sono state scoperte situazioni in cui questo flusso viene invertito (retrovirus).

Dal momento che tutti gli esseri viventi, con pochissime e marginali eccezioni utilizzano questo codice è lecito immaginare che tali criteri si siano originati molto presto nella storia della vita.

Molti scienziati ritengono che ciò possa costituire una ulteriore prova della discendenza degli organismi terrestri da un unico progenitore cellulare.

9. Il microscopio

9.a Definizione e caratteristiche generali

Il microscopio è uno strumento in grado di risolvere e ingrandire oggetti di piccole dimensioni permettendone una osservazione diretta, oppure indiretta (con foto e/o riprese video). Può essere ottico se il campione viene osservato tramite luce visibile, oppure elettronico se l'osservazione viene effettuata con un fascio di elettroni.

I microscopi ottici si distinguono in semplici (MOS) e composti (MOC). I MOS hanno una lente di vetro inserita in un tubo chiuso; possono raggiungere ingrandimenti di alcune centinaia di volte. I MOC hanno invece due sistemi di lenti (obiettivi ed oculari) disposti a distanze fisse tra loro in modo da poter amplificare per due volte la visione dell'oggetto, fino ad un migliaio di volte complessive.

I microscopi elettronici (ME) sono di grande complessità costruttiva e si dividono in SEM (a scansione) e TEM (a trasmissione). Nei SEM il campione viene studiato nella sua superficie (per riflessione degli elettroni), mentre nel TEM il campione viene attraversato dagli elettroni e se ne può studiare la struttura interna.

9.a.1 Caratteristiche qualitative

L'efficacia di un microscopio si valuta con queste caratteristiche: il potere risolvente o limite di risoluzione, e l'ingrandimento o potere ingrandente.

9.a.1.a Potere di risoluzione

Il potere di risoluzione o risolvente per un sistema ottico è la distanza minima alla quale sono distinguibili due oggetti puntiformi. Tale limite dipende dal fatto che la diffrazione impedisce di distinguere due punti la cui distanza sia paragonabile con la lunghezza d'onda (λ) delle onde elettromagnetiche usate per illuminarli.

Viene misurato in **µm** ed aumenta con la lunghezza d'onda (λ) della luce utilizzata, diminuendo con l'indice di rifrazione (n) del mezzo in cui viaggia la luce e l'angolo di apertura dell'obiettivo usato (U). Maggiore è questo valore, più scarsa sarà la capacità risolvente del microscopio. La formula per valutarlo è:

$$P_{ris} = \lambda/(n \, \text{sen}U)$$

I microscopi ottici (MO) hanno potere risolvente più scarso (circa 0,2 **µm**) visto che la luce visibile ha una λ = 400-700 **nm**: si può migliorare ad esempio usando filtri che tolgono le radiazioni con λ elevate. Il ME ha una risoluzione migliore (circa 0,1 **nm**) perché gli elettroni si comportano come radiazioni di $\lambda < 1$ **nm.**

9.a.1.b Potere ingrandente

L'ingrandimento definisce la capacità di aumentare virtualmente le dimensioni di un oggetto. Nei MOS l'ingrandimento (P_i) è relativo alla sola lente presente e può essere descritto come il rapporto tra la dimensione virtuale dell'oggetto (d_v) e la dimensione originale (d_o):

$$P_i = d_v / d_o$$

Nel MOC, la formula è simile, ma si tiene conto che P_i si ottiene usando due gruppi di lenti relativamente indipendenti tra loro. Quindi, tale ingrandimento è il prodotto dei P_i delle singole lenti (I_{ob} ed I_{oc}):

$$P_i = I_{ob} \cdot I_{oc}$$

dove I_{ob} è il potere ingrandente della lente obiettivo, e I_{oc} quello della lente oculare. Nei MO l'ingrandimento massimo arrivare a poco più di 1000x. Allungando la distanza tra le lenti sarebbe possibile aumentare ancora, ma la scarsa risoluzione non consentirebbe di avere una visione chiara degli oggetti più minuti. I ME arrivano ad ingrandire oggetti fino ad un milione di volte.

9.b Microscopi ottici semplici e composti (MOS e MOC)

I microscopi ottici sfruttano un fascio di raggi luminosi (al massimo nel campo degli UV) che percorrono il tubo del microscopio fino all'occhio (o al visualizzatore) passando per il campione.

Il percorso ottico della luce è: sorgente → condensatore → campione → lente obiettivo → lente oculare.

La sorgente luminosa è in genere una lampadina di intensità modulabile con un potenziometro. La luce viene filtrata per aumentare il contrasto dei colori del campione e migliorare la risoluzione.

Il condensatore è una lente che concentra i raggi luminosi della sorgente verso il campione. Visto che le lenti successive hanno diametri molto ridotti, concentrare la luce sul campione è fondamentale.

Il campione, adagiato su un supporto trasparente, deve essere abbastanza sottile da lasciar passare la luce. Le cellule e/o i tessuti degli organismi viventi sono spesso trasparenti ed incolori e per osservarli è sufficiente averne una porzione abbastanza sottile. Esistono diverse tecniche di preparazione che dipendono da cosa si vuole osservare.

Gli obiettivi e gli oculari sono lenti che, grazie ad una studiata geometria aumentano virtualmente le dimensioni di un oggetto mantenendo una discreta risoluzione. Normalmente le lenti obiettivo hanno un potere ingrandente che va da 2x a 100x, mentre quelle oculari vanno da 2x a 12x.

La microscopia ottica viene impiegata per fare osservazioni di oggetti di dimensioni micrometriche.

9.c Microscopia elettronica

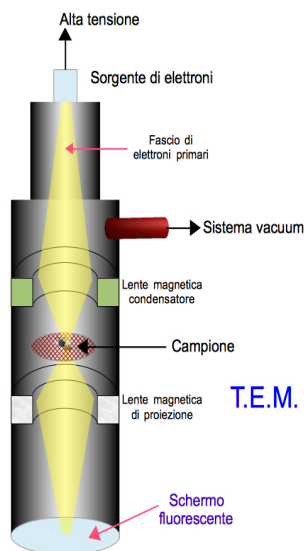
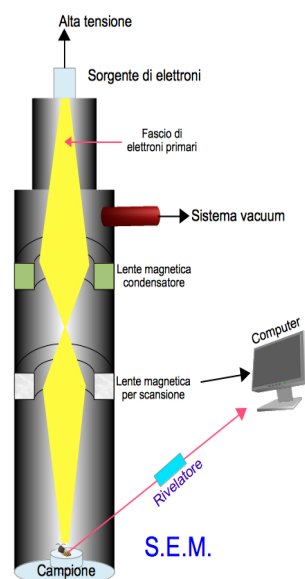
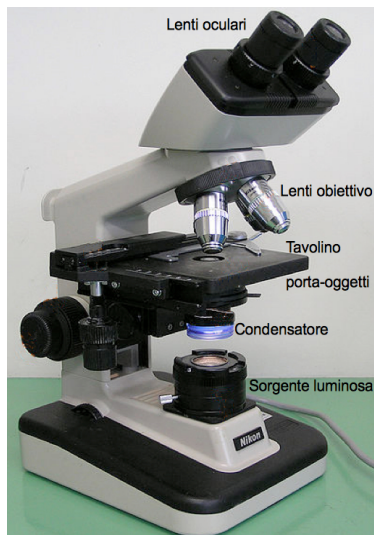
Il microscopio elettronico usa un fascio di elettroni che interagisce con il campione. L'uso di elettroni migliora la risoluzione fino a 1 **nm**. Il ME necessita di strumenti per concentrare il flusso elettronico consentendo così un aumento degli ingrandimenti; questo flusso viene calibrato sotto vuoto. Perciò gli strumenti più importanti per questi microscopi sono le lenti magnetiche e il sistema per fare il vuoto (vacuum). Ci sono due tipi: a scansione (SEM) e a trasmissione (TEM).

Il generatore di elettroni (sorgente) consiste di un filamento di tungsteno che attraversato da una corrente elettrica ad alta tensione (qualche **kV**) emette elettroni per effetto termoionico, trasformandosi in un catodo. Questi elettroni vengono attirati da un anodo e da lì “sparati” verso il campione.

Il percorso del fascio elettronico viene delineato grazie alla regolazione del campo magnetico prodotto da apposite lenti magnetiche, che svolgono il ruolo di condensatore e di obiettivo. Per evitare che il fascio elettronico si sfaldi all'interno del tubo, viene tolta l'aria con pompe da vuoto (sistema vacuum).

L'interazione del fascio con il campione produce altri elettroni (detti *secondari*) e varie radiazioni elettromagnetiche di frequenza moderatamente elevata. Un rivelatore permetterà di trasformare questi prodotti in immagini oppure in dati analitici.

Nel SEM gli elettroni prodotti dal cannone termoionico attraversano una serie di lenti magnetiche che concentrano il fascio fino ad ottenere un nastro elettronico molto piccolo e sottile. Il fascio elettronico si scontra con il campione e gli elettroni che vengono riflessi vengono condotti ad un apposito rivelatore.

Nel TEM, ma rispetto al precedente, il fascio di elettroni generato viene modulato dal condensatore, attraversa il campione e solo successivamente viene analizzato. Per questo motivo il campione deve essere preparato con uno spessore opportunamente ridotto (50-500 **nm**).

10. La cellula

La cellula rappresenta l'unità fondamentale di tutti gli organismi viventi, che possono essere unicellulari (batteri e protozoi), oppure con più cellule aventi funzioni distinte ma cooperanti (organismi pluricellulari).

Ogni cellula è un'entità chiusa ed autosufficiente: essa è infatti in grado di assumere nutrienti, di convertirli in energia, di svolgere funzioni specializzate e di riprodursi se necessario. Al suo interno sono presenti tutti gli utensili e le informazioni per fare ciò.

Esistono due tipologie di cellule, quelle procarioti e quelle eucarioti, la cui differenza principale risiede nel nucleo che protegge il DNA: le cellule procarioti non lo possiedono, mentre quelle eucarioti sì.

10.a Dimensioni delle cellule

Le dimensioni della cellula variano da $10^0 \div 10^1$ **µm** e, quindi, non sono identificabili ad occhio nudo (a parte alcuni casi particolari, come le cellule-uovo).

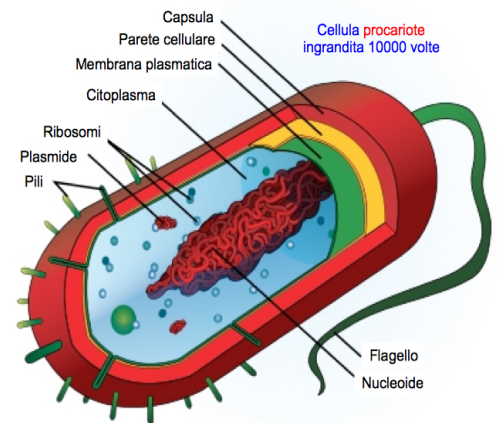
Per motivi fisiologici la cellula non supera una certa dimensione: un aumento di diametro di **n** volte comporta un aumento della superficie cellulare di circa $\mathbf{n^2}$, con conseguente maggiore necessità di scambi con l'esterno (sia in termini di nutrimento, che di eliminazione dei rifiuti), ma anche un aumento del volume di $\mathbf{n^3}$ volte. In pratica se il volume aumenta, la cellula deve controllare sempre più materia.

Visto che l'aumento della superficie cellulare è inferiore a quello del volume, una cellula troppo grande rischierebbe di morire per denutrizione o per uno smaltimento inefficiente dei prodotti di scarto. Per questo il rapporto S/V nelle cellule deve essere il più alto possibile: a parità di volume sono favorite cellule di piccole dimensioni, oppure quelle che aumentano la propria superficie ripiegando la membrana.

Cellule di dimensioni eccessivamente ridotte ($< 10^0$ **µm**) sono parimenti sfavorite in quanto il materiale essenziale per sopravvivere (DNA, ribosomi, proteine,...) occupa spazio: non sono mai state individuate cellule di dimensioni inferiori a 400 **nm**.

10.b Cellula procariote

I procarioti sono gli esseri viventi più semplici in assoluto. Esse contengono il kit essenziale per la sopravvivenza ma si possono adattare a qualsiasi ambiente. Le dimensioni medie di queste cellule si aggirano normalmente attorno a qualche micrometro (1-10 **µm**).

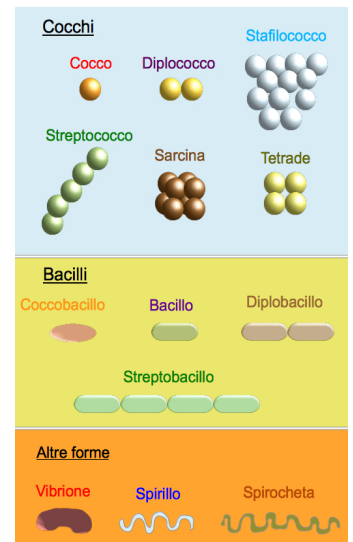
Gli esseri viventi costituiti da cellule di questo tipo sono unicellulari o vivono in colonie e sono noti genericamente come batteri.

10.b.1 Involucro

I batteri sono protetti da due/tre barriere chimicamente differenti. All'interno vi è la membrana fosfolipidica, avvolta da una parete cellulare e/o una capsula rigida. In genere possono essere distinti batteri con parete più o meno spessa, facilmente constatabile al microscopio, tramite colorazione di Gram.

Colorando opportunamente queste cellule per poi dilavarne la superficie, rimangono colorati i batteri con pareti più spesse (detti Gram+), mentre quelli con pareti più sottili perdono la colorazione (Gram-). La causa sta nella composizione della parete. I Gram+ possiedono uno spesso strato esterno di peptidoglicano o mureina (una miscela polimerica di aminoacidi e amino-glucidi), mentre i Gram- ne sono caratterizzati da uno spessore minore e protetti ulteriormente da vari derivati lipidici che ne esaltano la idrofobicità.

L'identificazione fra batteri Gram- e Gram+ ha la sua importanza in quanto, in genere, consente di dare una prima risposta diagnostica per alcune infezioni e impostare così una cura corretta per debellarla.

La presenza di un involucro rigido dà ai batteri una forma particolare. Grazie a tale forma, al microscopio, vengono classificati secondo alcune forme base:

- cocco → forma sferica
- bacillo → forma pseudo-cilindrica
- vibrio → forma a banana
- spiro → forma a spirale

L'analisi del DNA ha permesso recentemente di separare i batteri in due domini: eubatteri e d archebatteri. I primi vivono in ambienti relativamente normali (aerobici); i secondi si sono adattati a vivere in condizioni chimico-fisiche estreme. Gli archebatteri hanno una parete cellulare specializzata nel sopportare tali condizioni estreme cui sono sottoposti (pH, temperatura...).

10.B.2 Citoplasma ed organuli

Il citoplasma costituisce la parte acquosa interna alla cellula. La sua composizione non è molto diversa da quella eucariotica: proteine, carboidrati e sali, disciolti o sospesi in ambiente acquoso. Gli organuli sono tuttavia una rarità per queste cellule, che infatti, possiedono pochissime strutture organizzate:

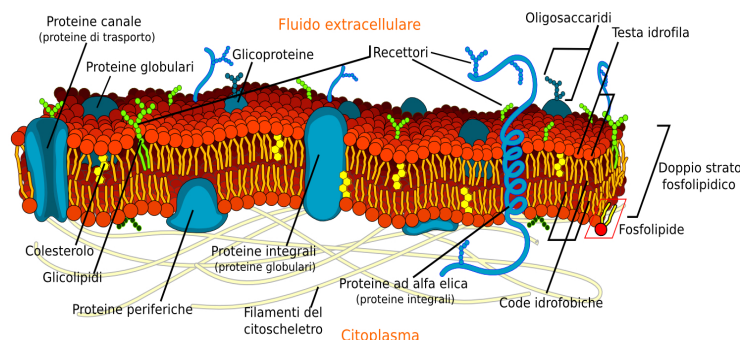
a) una molecola di DNA di forma circolare, raggomitolata in una posizione detta nucleoide;
b) diversi ribosomi di grandezza nanometrica sparsi all'interno del citoplasma;
c) altre strutture genetiche di piccole dimensioni (plasmidi).

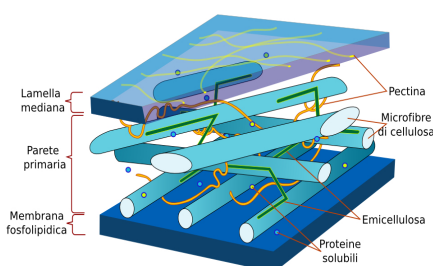
10.c Cellula eucariote

La cellula eucariote si distingue da quelle procarioti essenzialmente perché è molto più grande e complessa, inoltre possiede una grande varietà di organuli interni specializzati, tra i quali il nucleo.

10.c.1 Involucro: membrana e parete cellulare

La membrana cellulare (detta anche membrana plasmatica) è un sottile rivestimento poroso che delimita tutte le cellule, le separa e le protegge dall'ambiente esterno, pur consentendone scambi di materia.

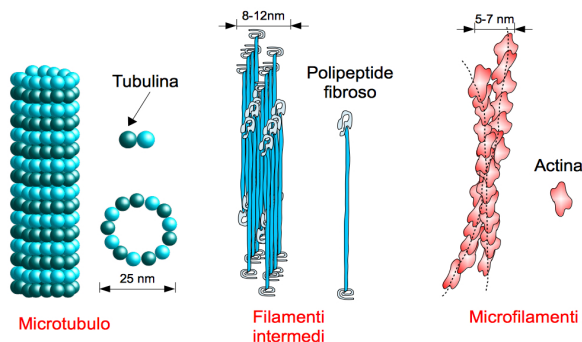
Tale rivestimento è composto in prevalenza da un doppio strato di fosfolipidi mescolato a numerose proteine e glico-proteine (oltre a colesterolo). Esse possono spostarsi all'interno della membrana stessa (motivo per il quale la sua struttura è definita a mosaico fluido). In qualche caso possono agire come canali o pompe che trasportano molecole o ioni all'interno o all'esterno della cellula.

Sulla superficie della membrana sono presenti anche numerosi recettori, glicoproteine e glicolipidi che permettono alla cellula di rispondere prontamente a segnali molecolari provenienti dall'esterno.

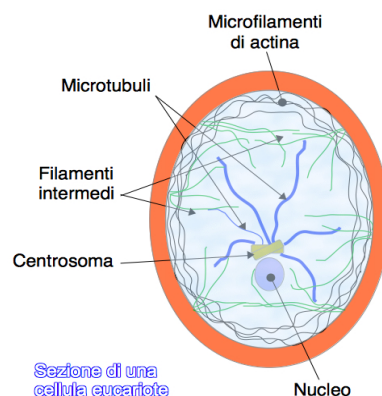
La membrana è semi-permeabile o selettivamente permeabile, visto che permette ad una sostanza di: a) passare liberamente, b) di passare in una determinata quantità o c) di non passare affatto.

Talvolta la membrana è ricoperta da una parete rigida composta da polisaccaridi. Questa è tipicamente presente in cellule vegetali e funghi.

La parete vegetale costituisce un muro che divide le cellule mantenendole incollate. La parte più esterna si chiama lamella mediana e si forma durante la divisione cellulare: essa è composta di pectina, un polisaccaride viscoso che tiene aderenti le 2 cellule neo-formate. Dopo la divisione, la lamella si copre di uno strato di cellulosa relativamente elastico (parete primaria) che

permette alle cellule di isolare la membrana interna. Crescendo la cellula forma una parete secondaria più rigida costituita da polisaccaridi complessi ed altre sostanze (cutina, lignina e via dicendo). Gli scambi con altre cellule vengono garantiti da aperture canaliformi nella parete dette plasmodesmi.

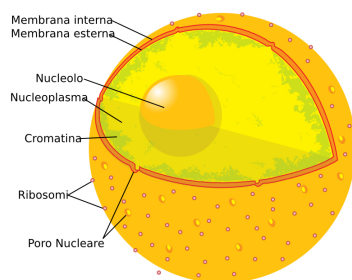
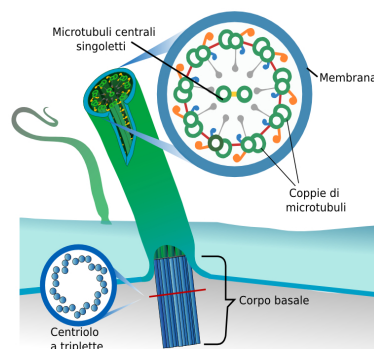
10.c.2 Citoplasma e citoscheletro

Il citoplasma è una soluzione acquosa dalla consistenza gelatinosa in cui i vari organuli sono ancorati ad una struttura proteica: il citoscheletro. Esso organizza e mantiene la forma della cellula. Inoltre contribuisce in modo determinante al trasporto delle molecole all'interno della cellula, alla divisione cellulare ed al già citato sostegno/ancoraggio degli organelli.

Il citoscheletro è composto da microfilamenti (di actina), da filamenti intermedi e da microtubuli (di tubulina).

Il centrosoma è la struttura da cui si dipartono i microtubuli ed è perciò fondamentale per tutto il citoscheletro. Esso dirige il trasporto attraverso il reticolo endoplasmatico e l'apparato del Golgi. I centrosomi sono composti da due centrioli, che si separano durante la divisione cellulare e collaborano alla formazione del fuso mitotico.

10.c.1.a Ciglia e flagelli

Le ciglia ed i flagelli sono estroflessioni filiformi che consentono od orientano il movimento cellulare. Le ciglia sono numerose e possono indirizzare le sostanze nutrienti verso il luogo in cui verranno digerite (come nelle spugne).

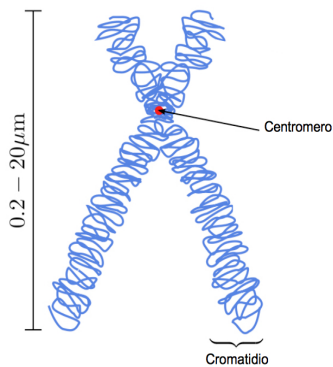
I flagelli sono invece pochi. La parte interna racchiude una struttura proteica simile al centriolo ed è costituito da 9 coppie di microtubuli alla periferia, più due microtubuli non accoppiati al centro, ricoperti da una membrana.

Questa struttura, detta 9+2, si ritrova in quasi tutte le forme di ciglia e flagelli eucariotici, dai protozoi all'uomo. E' fissata all'interno della cellula dal cosiddetto corpo basale, che, di fatto è un centriolo convertito ad altra causa.

10.c.3 Il nucleo

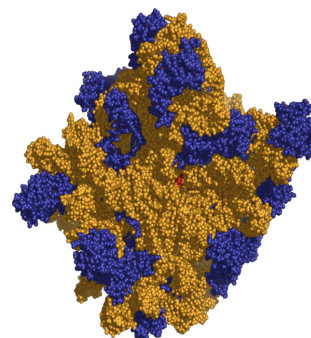
Il nucleo è l'organulo più complesso ed è il centro di comando da cui partono tutti gli ordini che regolano la vita cellulare. Esso protegge il DNA, inglobato nella cromatina, e lo libera solo durante la duplicazione.

Esso è racchiuso da una membrana fosfolipidica a quadruplo strato, prodotta dal ripiegamento su sé stessa di una membrana a doppio strato. In prossimità di queste pieghe vi sono aperture (pori nucleari) ricoperte da proteine integrali che consentono il passaggio delle sostanze prodotte dal nucleo. All'esterno, la membrana nucleare è cosparsa di ribosomi e collegata con il reticolo endoplasmatico rugoso. Nel nucleo vi sono due parti riconoscibili: il nucleolo e la cromatina. Durante la duplicazione cellulare invece si distinguono solo i cromosomi.

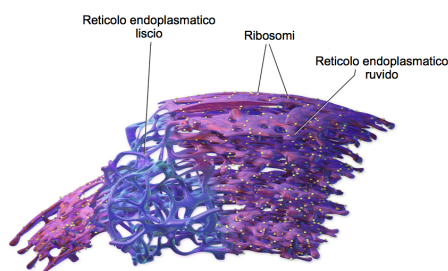
Il nucleolo è il luogo della sintesi dell'RNA ribosomiale (rRNA) ed inizia la costruzione dei ribosomi. Esso appare come un granulo globoso, non delimitato da membrana, circondato da uno strato di cromatina condensata. Di norma compare nel nucleo subito dopo la divisione cellulare e viene disgregato temporaneamente durante la mitosi (divisione cellulare).

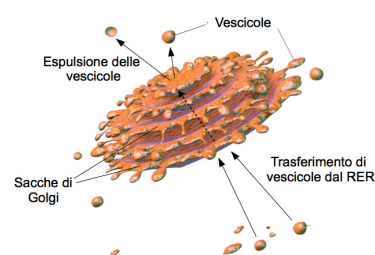
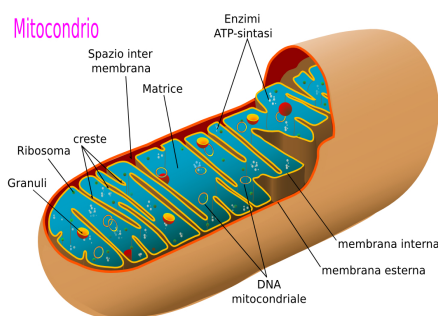
Il DNA racchiuso nel nucleo è organizzato in diverse molecole lineari. Queste ultime non sono visibili durante la fase vitale di una cellula in quanto il DNA è immerso e tenuto disteso da proteine che consentono una migliore reperibilità delle informazioni genetiche. Tale miscela di DNA e proteine prende il nome di cromatina.

All'inizio del processo di divisione cellulare, il DNA si contrae rendendosi visibile al microscopio come una specie di fiocco costituito da due filamenti (cromatidi) legati da una proteina detta centromero. Tali organuli sono chiamati cromosomi e sono due filamenti di DNA geneticamente identici, che verranno equamente divisi tra le due nuove cellule.

10.c.4 I ribosomi

I ribosomi sono organuli sparsi nel citoplasma o aderenti a membrane interne come il reticolo endoplasmatico. In essi avviene la sintesi proteica previa decifrazione delle informazioni contenute nell'mRNA.

I ribosomi sono formati da tre molecole di rRNA (in arancio nella figura) e da proteine (in violetto) che si intersecano tra loro. I ribosomi dei batteri e degli eucarioti differiscono sensibilmente tra loro sia per la struttura sia per le sequenze di RNA e quelli dei secondi sono leggermente più grandi.

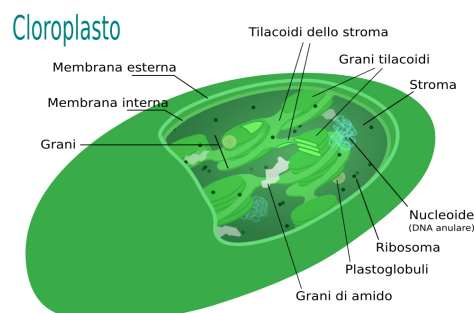
10.c.5 Il reticolo endoplasmatico e l'apparato di Golgi

Il reticolo endoplasmatico (RE) è costituito da membrane ripiegate l'una sull'altra a formare tubuli e sacchetti che raccolgono le proteine sintetizzate dai ribosomi, le trasportano e le smistano, a seconda che siano destinate a subire determinate modifiche o dirette verso particolari destinazioni (come l'apparato di Golgi).

Vi è il reticolo endoplasmatico ruvido, (RER) sulla cui superficie vi sono ribosomi, e quello liscio (REL), che ne è privo ed è responsabile della sintesi dei fosfolipidi, degli steroidi e del metabolismo del glicogeno.

L'apparato di Golgi rifinisce e rende utilizzabili le proteine prodotte dal RE. Inoltre modifica lipidi, sintetizza carboidrati e impacchetta molecole destinate alla espulsione. E' formato da sacche appiattite une sulle altre, come una fisarmonica. Le molecole arrivano chiuse in sacchetti fosfolipidici (vescicole) che si fondono con le sacche, rilasciandone il contenuto. I materiali si spostano da una sacca all'altra fino a che la rifinitura non è completata. Infine escono racchiuse in una vescicola e inviate alla propria destinazione.

10.c.6 Mitocondri e cloroplasti

I mitocondri sono centrali energetiche presenti nelle cellule eucarioti in numero variabile (circa 2000 per cellula). Ogni mitocondrio ha due membrane, che separa cinque regioni dalle proprietà differenti: la membrana esterna, lo spazio intermembrana, la membrana interna, lo spazio delle creste (introflessioni della membrana interna) e la matrice.

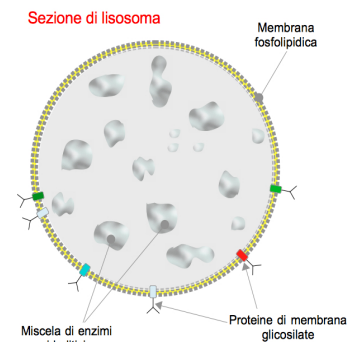
La principale funzione dei mitocondri è ottenere energia da varie sostanze, per produrre ATP. Ciò avviene attraverso il ciclo di Krebs e la catena di trasporto degli elettroni.

I cloroplasti si trovano all'interno di cellule eucarioti fotosintetiche (vegetali e protofiti). La fotosintesi clorofilliana trasforma CO_2 e H_2O generando glucosio ed ossigeno.

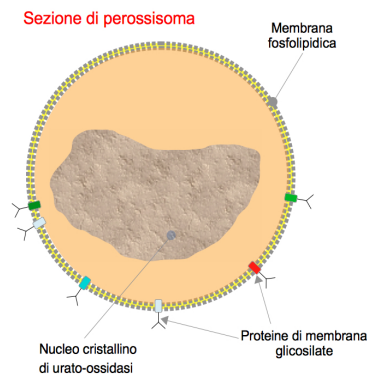
La loro struttura ricorda in parte quella dei mitocondri: una doppia membrana racchiude la matrice in cui sono presenti strutture dette grani, collegate fra loro e costituite da pile di organuli discoidali detti tilacoidi,

che contengono la clorofilla. Quest'ultima è un pigmento che contiene Mg responsabile dell'assorbimento della luce solare, la cui energia innesca le reazioni della fotosintesi.

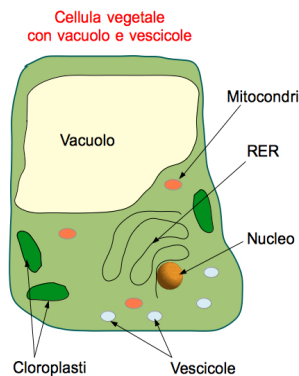
I mitocondri ed i cloroplasti contengono anche molecole di DNA indipendente da quello situato nel nucleo della cellula. I loro geni regolano sia attività enzimatiche specifiche, che la loro riproduzione.

Secondo la teoria endosimbiontica, la presenza del DNA sarebbe dovuta al fatto che mitocondri e cloroplasti sarebbero stati in origine cellule procarioti libere, poi entrate in simbiosi con cellule eucarioti più grandi, ed entrati a tempo pieno nell'organizzazione cellulare eucariote.

10.C.7 Lisosomi e perossisomi

I lisosomi contengono enzimi idrolitici (degradano macromolecole biologiche), adibiti alla digestione in ambiente acido di sostanze inutili o dannose alla cellula. Questi enzimi si attivano solo a pH bassi (4,8) perciò se vengono liberati nel citoplasma (pH 7) non sono attivi.

I lisosomi hanno un ruolo fondamentale ad esempio nei globuli bianchi, dove collaborano alla distruzione delle macromolecole di microorganismi patogeni.

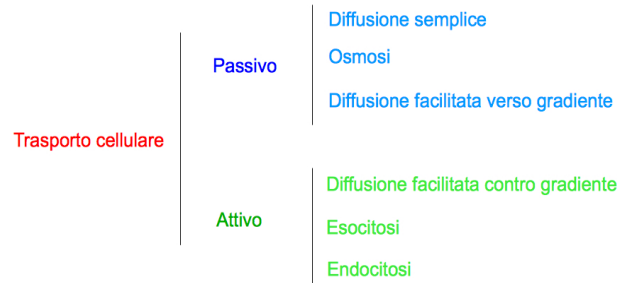
I perossisomi degradano i perossidi (come l'acqua ossigenata), ed altri composti come acidi grassi. Per questo motivo tali organuli sono molto diffusi in cellule di organi impegnati nella disintossicazione di sostanze dannose (ad esempio nel fegato).

10.C.8 I vacuoli e le vescicole

I vacuoli e le vescicole sono sacche fosfolipidiche contenenti liquidi più o meno complessi, ad esempio soluzioni acquose di vari nutrienti o sostanze di scarto o anche solo acqua di riserva. Vengono prodotti e rilasciati da altre strutture membranose come l'apparato di Golgi ed il reticolo endoplasmatico, dal quale si distaccano come veri e propri pacchetti. In genere i vacuoli hanno dimensioni maggiori ed hanno funzioni di trasporto ed immagazzinamento di sostanze.

Nelle cellule vegetali mantengono il tono cellulare riempiendosi di acqua (vacuolo centrale). In altri casi pompano fuori dalla cellula grosse quantità di acqua favorendo il ricambio di materiali e difendendosi da effetti osmotici negativi (vacuoli contrattili).

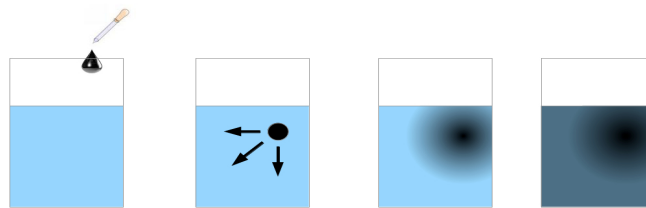
L e vescicole sono invece piccoli involucri fosfolipidici sfruttati per trasportare materiali.

11. Meccanismi di trasporto nella cellula

Le cellule scambiano materia con l'ambiente esterno o con altre cellule. In altri casi devono invece difendersi o ingerire qualcosa. La struttura della membrana è ottimale per tutti questi lavori.

I meccanismi di trasporto cellulare dipendono dalle caratteristiche della membrana e/o parete. Quando la cellula non deve usare energia (ATP) si parla di trasporto passivo. Invece se deve utilizzare risorse energetiche per effettuare movimenti si parla di trasporto attivo.

11.a Diffusione

Nei fluidi, le particelle (atomi, molecole, ioni,...) si muovono caoticamente grazie alla energia termica di cui dispongono. Questo fenomeno prende il nome di diffusione.

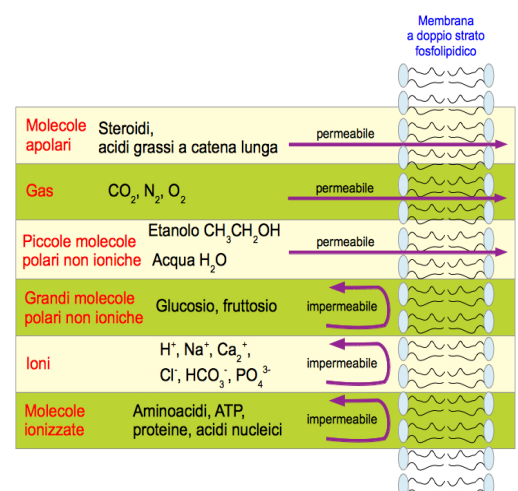
Il movimento è del tutto casuale, ma le particelle tendono a spargersi fino ad occupare tutto lo spazio circostante fino ad una concentrazione omogenea. Un esempio pratico può essere quello di una goccia di inchiostro messa nell'acqua: entro un certo tempo l'inchiostro si diffonde e colora l'acqua.

Nei fluidi le sostanze si diffondono tramite gradiente di concentrazione: il movimento procede da dove sono più concentrate a dove lo sono meno. Nelle soluzioni acquose i soluti si disperdono entro l'acqua per semplice diffusione, verso gradiente.

Quando un trasporto chimico avviene verso gradiente di concentrazione non effettua nessun lavoro: per fare questo movimento è sufficiente l'energia delle particelle. E' quindi un moto spontaneo. La diffusione non si interrompe quando il soluto si è omogeneizzato: le particelle continuano a muoversi in modo casuale sempre seguendo le variazioni di concentrazione. Si parla in questo senso di equilibrio dinamico.

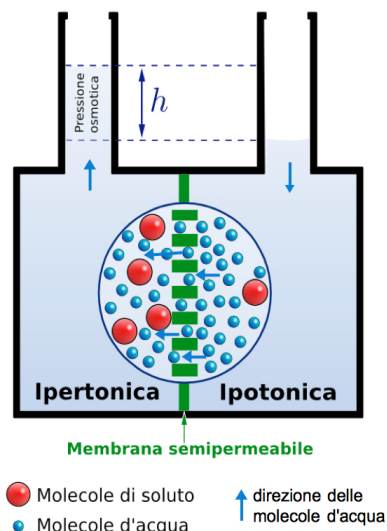
La maggior parte del traffico molecolare attraverso la membrana cellulare avviene per diffusione.

11.a.1 Diffusione semplice

Quando le sostanze attraversano il doppio strato fosfolipidico della cellula per gradiente di concentrazione, si parla di diffusione semplice. Tutte le cellule hanno questo tipo di membrana e le cellule eucarioti hanno addirittura un sistema interno di membrane fosfolipidiche (organuli) che funzionano allo stesso modo.

Il doppio strato fosfolipidico è semi-permeabile a causa di porosità e caratteristiche chimiche: alcune sostanze lo attraversano senza problemi ed altre no. La membrana lascia passare molecole poco polarizzate (non ionizzate) e di dimensioni relativamente piccole: l'acqua e sostanze come metano, ossigeno, e

altre sostanze apolari purché di piccole dimensioni passano liberamente. Glucosio, proteine e DNA sono molecole troppo grosse per passare. Lo ione H^+ è molto piccolo, ma non passa perché si blocca a contatto con la testa ionizzata dei fosfolipidi.

11.a.1.a Osmosi

La osmosi è un fenomeno che si verifica in certi casi di diffusione semplice. E' causata da due fenomeni: 1) la semipermeabilità o selettività della membrana, che lascia passare acqua, ma non alcuni tipi di soluti (ionici o polari); 2) la differenza di concentrazione di uno o più soluti tra l'interno e l'esterno della cellula.

Se i soluti incontrano un ostacolo che impedisce loro di muoversi è chiaro che la diffusione è bloccata. Tuttavia, se l'acqua può muoversi attraverso questa barriera, essa si diffonderà comunque verso il luogo in cui vi è la maggiore concentrazione di soluto.

Si osservi la figura a sinistra: due soluzioni acquose a diversa concentrazione di soluto (es.: Na^+ o glucosio) sono separate da una membrana semi-permeabile. Il soluto non può diffondersi, mentre l'acqua (il solvente) si sposta dove è meno concentrata, generando una differenza di livello inspiegabile per i vasi comunicanti. La pressione generata dalla risalita dell'acqua è chiamata pressione osmotica.

Una soluzione acquosa la cui concentrazione sia maggiore di quella cellulare è detta ipertonica; al contrario è ipotonica se la sua concentrazione è inferiore. I termini iper- e ipo- (grande e bassa) si riferiscono al soluto, non all'acqua. Se due soluzioni hanno la stessa concentrazione allora sono isotoniche. La concentrazione è relativa e può cambiare se si modificano le condizioni esterne alla cellula (ad esempio se una cellula in ambiente ipotonico si viene a trovare in una soluzione ipertonica).

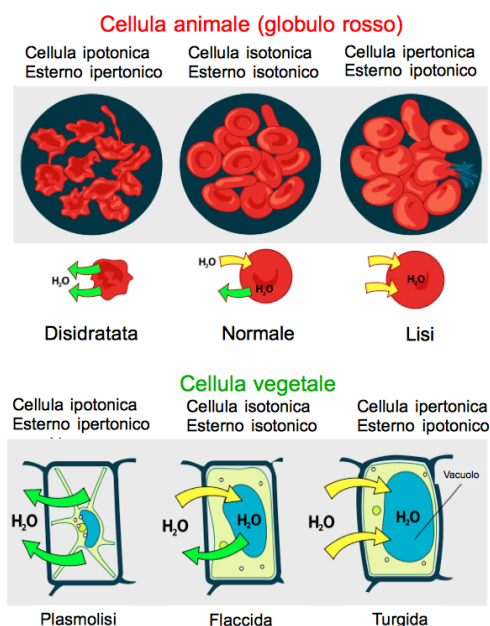
Sono prevedibili tre situazioni limite:

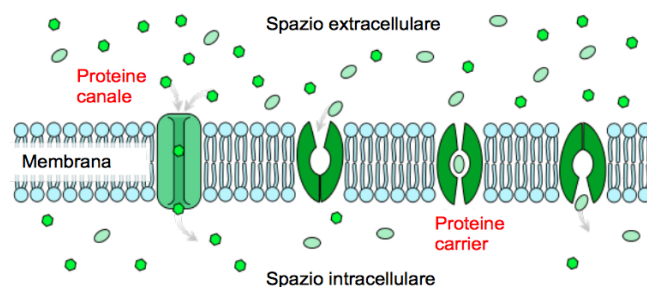
- se la cellula è ipertonica rispetto all'esterno, l'acqua tenderà ad entrare producendo un rigonfiamento che, all'eccesso può portare alla rottura (lisi) della cellula;
- se la cellula è ipotonica rispetto all'esterno si sgonfierà perché l'acqua tenderà ad uscire privando del supporto fluido gran parte dell'interno cellulare (disidratazione);
- se le due concentrazioni sono simili, l'acqua si sposta da una parte all'altra senza creare flussi preferenziali e senza produrre effetti collaterali: è la condizione migliore per le cellule.

Alcuni organismi viventi si sono adattati ad un ambiente di diversa tonicità. Il paramecio, un protozoo unicellulare che vive in acque dolci e quindi ipotoniche evita la lisi cellulare grazie ad un organulo (il vacuolo contrattile) che accumula l'acqua in eccesso e poi la pompa fuori. Le cellule vegetali accumulano acqua nel vacuolo centrale. La pressione generata da questo vacuolo rende turgida la cellula che può così sopportare meglio carichi di altre cellule permettendo al vegetale di crescere verso l'alto senza collassare per il peso. Nonostante le radici siano in ambiente ipertonico, in questo modo non si disidratano.

Il meccanismo osmotico viene sfruttato anche nell'industria alimentare: la salatura, ad esempio, garantisce un effetto ipertonico alle cellule batteriche presenti che verranno inibite e non faranno marcire la carne. Analogo è l'effetto dello zucchero (glucosio) usato nelle marmellate o quello presente nel miele.

11.a.2 Diffusione facilitata

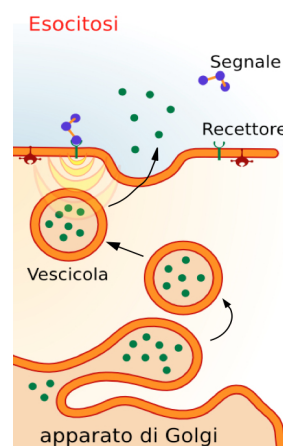
Per le sostanze che non attraversano la membrana fosfolipidica per questioni fisiche (dimensioni) o chimiche (natura dei legami chimici), ma che la cellula ha necessità di accogliere od espellere, vi sono canali proteici specializzati chiamati proteine integrali di membrana.

Esse facilitano la diffusione di ioni o molecole polari troppo grosse affinché possano attraversare la membrana: questo trasporto può avvenire sia verso gradiente (passivo), ma anche contro gradiente (attivo). La maggior parte di queste proteine è specifica: trasporta determinate sostanze e non altre.

Vi sono due tipi di proteine di membrana: a) le proteine canale hanno una cavità interna idrofila che permette alle sostanze (ioni e molecole polari, ma anche acqua) di scivolare dentro o fuori la cellula; b) le proteine carrier hanno invece dei siti attivi che si aprono o si chiudono secondo i diversi stimoli.

Lo stesso tipo o quasi di proteine carrier può essere usato per trasportare sostanze contro gradiente; nel tal caso per aprire il canale ionico dalla parte "sbagliata" sarà necessario un apporto di energia sotto forma di ATP.

11.b Trasporto attraverso vescicole

Le molecole di grandi dimensioni come proteine o polisaccaridi non possono attraversare la membrana per diffusione e quindi la cellula ha organizzato il loro trasporto attivo impacchettate entro vescicole. Questo trasporto può portare materiale all'esterno (esocitosi) o all'interno (endocitosi).

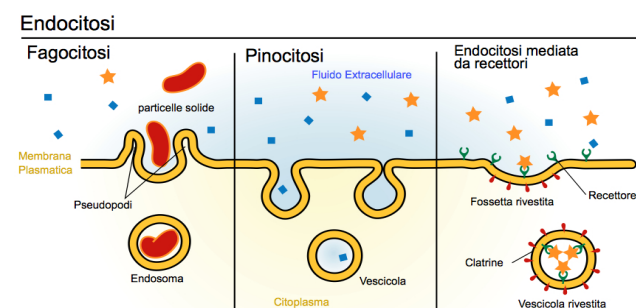
11.b.1 Esocitosi

La esocitosi parte spesso dall'apparato di Golgi, dove le molecole da espellere vengono racchiuse in una vescicola. Quest'ultima viaggia verso la membrana cellulare e quando ne viene a contatto fonde il proprio materiale fosfolipidico con quello della membrana. Il materiale interno alla vescicola viene così catapultato fuori della cellula.

Questa operazione non avviene solo per espellere materiali indesiderati, ma anche per buttare fuori molecole necessarie esternamente: è così che viene immessa l'insulina (una proteina) dalle cellule del pancreas verso il sistema circolatorio.

11.b.2 Endocitosi

Nella endocitosi la membrana avvolge sostanze ripiegandosi su sé stessa e poi, grazie al citoscheletro, queste vescicole vengono introdotte nella cellula. Vi sono tre meccanismi di endocitosi diversi in funzione del tipo di materiale che la cellula vuole ottenere: fagocitosi, pinocitosi ed endocitosi mediata con recettori.

11.b.2.a Fagocitosi

Grosse molecole o batteri vengono avvolte dalla membrana cellulare attraverso una estrusione fosfolipidica aiutata da filamenti di actina. Gli pseudopodi (tentacoli) avvolgono il materiale fino a coprirlo, poi la vescicola viene aspirata verso l'interno della cellula, dove avvengono le procedure di degradazione del materiale.

11.b.2.b Pinocitosi

La membrana cellulare crea una depressione in cui viene accolta una certa quantità di soluzione acquosa esterna. Il citoscheletro aspira la vescicola, di cui, piuttosto che l'acqua, vengono utilizzati i soluti presenti.

11.b.2.c Endocitosi mediata con recettori

La procedura inclusiva è simile alla pinocitosi, ma si catturano molecole particolari (come gli ormoni) dai recettori (glicolipidi).

12. Divisione cellulare

12.a Introduzione

La cellula non deve avere dimensioni eccessive, perché un rapporto superficie/volume esageratamente piccolo (S/V diminuisce con l'aumento delle dimensioni della singola cellula) richiede la gestione sempre più complessa di sostanze nutritive (da assimilare) e di rifiuto (da espellere).

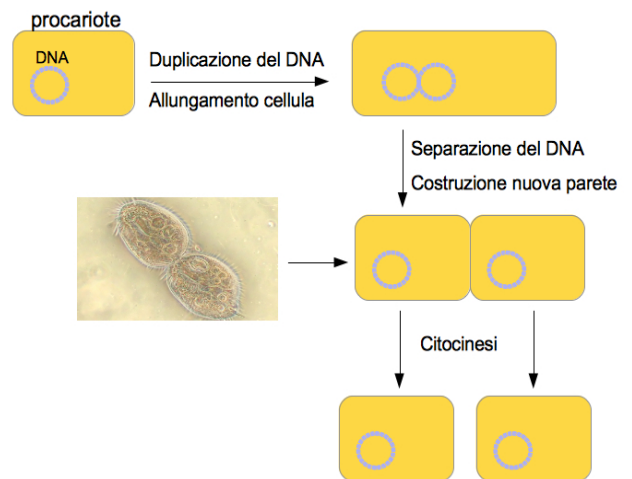
Quindi, ottimizzato questo rapporto, la cellula prepara a dividersi in due cellule simili adeguando le dimensioni ad una gestione più efficace delle risorse interne.

La duplicazione (o riproduzione) avviene a tempo debito e con modalità differenti nei procarioti (scissione binaria) ed eucarioti (mitosi). Tuttavia il risultato finale è che da una cellula ne vengono prodotte due con lo stesso DNA, perciò esattamente simili.

In alcuni casi (eucarioti) la duplicazione delle cellule avviene tenendo conto di un evento successivo che è la fecondazione, cioè la fusione di due cellule che ne formano una nuova. In questo caso (meiosi) vengono prodotte 4 cellule finali chiamate gameti, che non possono più duplicarsi, ma solo fondersi con altre simili.

12.b Scissione binaria

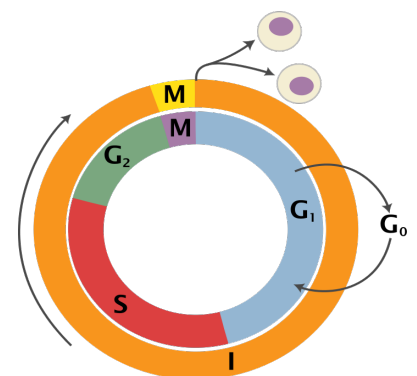
Nei procarioti la riproduzione avviene in modo relativamente semplice:

a) il DNA si duplica e le due molecole si agganciano in punti diversi della membrana cellulare interna;
b) la cellula si allunga separando fisicamente le due molecole di DNA;
c) la membrana interna si introflette costringendo la parete cellulare a ricostruirsi in aderenza ad essa, fino al completo strozzamento centrale;
d) le due nuove cellule si separano.

12.c Ciclo cellulare

L'intervallo di tempo che intercorre tra la comparsa di una cellula proveniente da una divisione e la fine della sua duplicazione prende il nome di ciclo cellulare. La sua durata è variabile: alcune cellule (eucarioti) non si dividono quasi mai (quelle nervose e muscolari sono bloccate alla fase Gap 1 che si trasforma poi in fase Gap 0), altre lo fanno continuamente (derma e apparato digerente). In genere dura una ventina di ore.

12.c.1 Riassunto

Gap 1 (G_1) ⇒ Fase S (duplicazione del DNA) ⇒ Gap 2 (G_2) ⇒ Divisione cellulare (Mitosi) M ⇒ Citodieresi

Gap 1 = fase relativa alla crescita cellulare "post-nascita"
S = sintesi (duplicazione) del DNA
Gap 2 = preparazione della divisione cellulare
Mitosi = sequenza di operazione di divisione, visibile al microscopio
Citodieresi/Citocinesi = separazione della cellula in due

Nelle cellule eucarioti vi sono più molecole di DNA (cromosomi) per cui, per evitare errori nella distribuzione del DNA, durante la divisione è necessaria una maggiore attenzione. Tutte le fasi che precedono la riproduzione di una cellula eucariote prendono il nome complessivamente di interfase (I: G_1 – S – G_2). L'interfase precede necessariamente la mitosi vera e propria (a meno che la cellula non sia entrata in una fase G_0).

12.c.2 Interfase

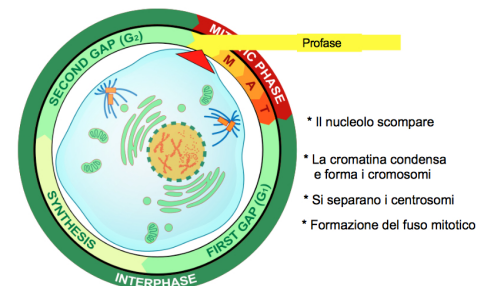
Il materiale genetico è protetto dalla membrana nucleare e si presenta sotto forma di un garbuglio eterogeneo di DNA e proteine (cromatina), che si mantiene tale per tutta questa fase. Almeno così appare al microscopio. In realtà durante la fase S, il DNA è stato duplicato. Si noti che se la cellula riscontra le condizioni per riprodursi il processo diventa inarrestabile fin dalla fase tardiva della G_1.

12.c.3 Mitosi

Dopo le fasi preliminari inizia la vera fase di riproduzione, che in realtà si discosta da S e G_2 solo perché queste ultime non si notano al microscopio. La mitosi inizia quando il DNA si addensa per delineare i cromosomi, visibili al microscopio. La mitosi è suddivisa in 4 sub-fasi, che terminano invariabilmente nella citodieresi (o citocinesi).

12.c.3.a Profase

E' la sub-fase che dura di più. La membrana nucleare si sfalda ed anche i nucleoli si disperdono. Il DNA condensa producendo oggetti a *forma* di X, (cromosomi), visibili al microscopio. I cromosomi sono catene di DNA duplicate (cromatidi) e tenute assieme in una parte centrale (centromero) e collegate ad un cinetocoro proteico.

Ogni cromosoma possiede due copie esatte di una parte del DNA, sotto forma di due cromatidi gemelli. I centrioli (centrosoma) si separano a coppie e stazionano in due posizioni opposte; nel frattempo iniziano a produrre il fuso mitotico.

12.c.3.b Prometafase

La prometafase completa la profase. Essa collega i cordoni proteici del fuso mitotico ai centromeri dei cromosomi. Si completa anche la migrazione polare dei centrosomi, da cui parte il fuso.

12.c.3.c Metafase

I cromosomi si agganciano al fuso mitotico grazie ai cinetocori e si dispongono nella parte centrale della cellula (piastra equatoriale).

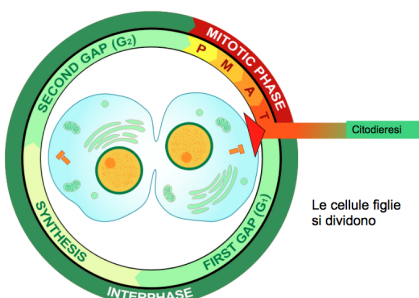
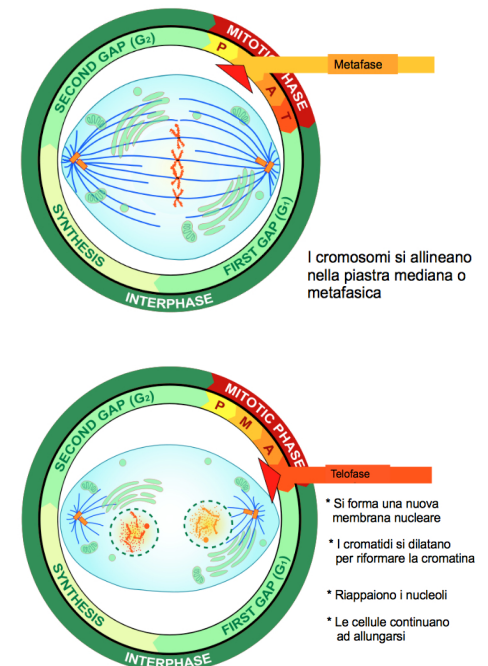
12.c.3.d Anafase

Il fuso mitotico viene richiamato dalle estremità polari (centrioli) dividendosi i cromatidi in modo equivalente, in modo da addensarli in due zone lontane tra loro.

12.c.3.e Telofase

I nuclei ricominciano ad aggregarsi attorno ai cromatidi, i quali iniziano a gonfiarsi con proteine per riprodurre la cromatina. Si riformano anche i nucleoli. Inizia la fase di citodieresi.

12.c.3.f Citodieresi/Citocinesi

Agisce in modo diverso se si tratta di cellule vegetali (citocinesi) o animali (citodieresi), cioè provviste o meno di una parete rigida.

Nelle cellule vegetali la separazione avviene lungo la piastra equatoriale con l'inizio della secrezione di pectina che produrrà una lamella mediana e lungo la quale si riformerà la membrana citoplasmatica.

In quelle animali la citodieresi si avvia con la presenza di un anello contrattile costituito di microfilamenti di actina, lungo la piastra equatoriale. Tali filamenti contraggono l'anello riducendone il diametro, approfondendo il solco di scissione fino a tagliare la cellula in due.

12.d Meiosi

12.d.1 Riproduzione cellulare asessuata e sessuata

Per mitosi le cellule generano due cellule “figlie” con lo stesso DNA e sono quindi uguali a quelle da cui derivano, a meno che non siano emersi “difetti” nella replicazione del DNA. Tali difetti sono peraltro assolutamente casuali e relativamente rari.

La mitosi (riproduzione asessuata) può produrre una popolazione di cellule a partire da una sola cellula madre, che non migliorano né peggiorano geneticamente, se non in modo casuale.

Nella riproduzione sessuata, due cellule (gameti) prodotte per meiosi da due individui della stessa specie mettono in comune il proprio patrimonio genetico. L’evoluzione biologica degli organismi eucarioti pluricellulari ha distinto tali individui in femmina (♀) e maschio (♂).

I gameti sono cellule ottenute da una divisione cellulare che avviene all’interno di organi riproduttori specializzati (detti gonadi, cioè testicoli ed ovaie). La meiosi opera due duplicazioni cellulari consecutive al fine di ottenere cellule con la metà del contenuto genetico iniziale, o, meglio, un solo set genetico completo (aploide) a fronte del doppio set genetico (diploide) contenuto nelle cellule normali o somatiche.

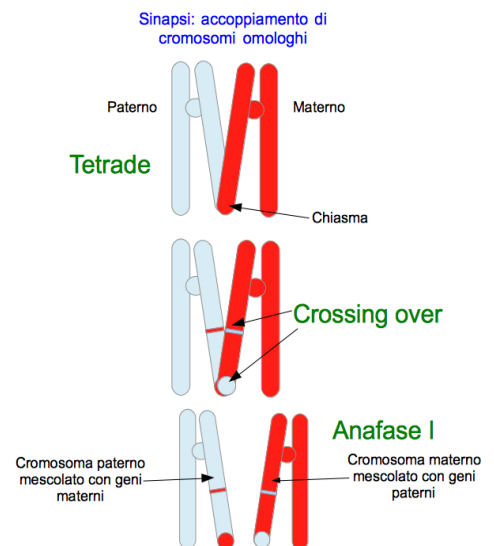
Le operazioni coinvolte nella meiosi sono abbastanza simili alla mitosi: dopo una fase iniziale di crescita, si attivano le condizioni per una interfase tipica (G_1 – S – G_2).

12.d.2 Preparazione alla meiosi

Alla fine della sub-fase G_2 nel nucleo diventano visibili i cromosomi e con questo evento la cellula entra nella fase meiotica vera e propria. Nella meiosi tuttavia, la struttura dei filamenti cromosomici non è come nella mitosi (a forma di X), ma produce strutture cromosomiche dette tetradi, coppie di cromosomi omologhi, cioè aventi le stesse informazioni genetiche legate tra loro in punti di contatto detti chiasmi. Il numero delle tetradi presente nelle prime fasi della meiosi corrisponde al numero di cromosomi necessari ad un set genetico completo per un determinato organismo.

Nelle cellule somatiche la quantità dei filamenti di DNA è sempre doppia perché un set completo proviene dal gamete paterno e l’altro da quello materno: quindi ogni informazione genetica (ad esempio il gene che comanda la produzione di una determinata proteina) è sempre doppia.

Le cellule normali (somatiche) della specie umana contengono due set genetici completi costituiti da 23+23 cromosomi. Quando si attiva la fase S prima della meiosi, tali filamenti si duplicano diventando 92: vi sono 23 autosomi (le tetradi) costituiti ognuno da 4 cromatidi o 2 cromosomi omologhi.

La divisione meiotica comprende due fasi (meiosi I e II) suddivise in sub-fasi simili a quelle della mitosi.

12.d.2.a Profase I

E’ la fase più lunga: può durare anche giorni. Il DNA si organizza in tetradi. Durante questa fase avviene il fondamentale processo del crossing over: vengono scambiati alcuni geni simili dai cromatidi omologhi. In questo modo ogni cromatidio della tetrade risulterà diverso dagli altri. I due centrioli si separano e lanciano il fuso. La membrana nucleare ed il nucleolo si smembrano e scompaiono.

12.d.2.b Metafase I

Le tetradi vengono trasportate lungo il piano equatoriale della cellula con questo collegamento: centrosoma (centrioli) – fuso - fibre del cinetocore – centromero.

12.d.2.c Anafase I

Le tetradi si sciolgono a ridosso dei chiasmi separandosi in coppie di cromatidi aventi struttura analoga a cromosomi. Ogni polo cellulare richiama una di queste coppie fino ad addensarli nei pressi del centrosoma.

12.d.2.d Telofase I

In ogni polo cellulare vi è un raggruppamento di cromosomi atipici in quanto ogni coppia non è rappresentata da due copie esatte del DNA, ma da due cromatidi in cui le informazioni sono le stesse ma i geni cambiano un poco a causa del crossing over. Alla fine le due cellule si dividono analogamente alla mitosi; in alcuni organismi si procede poi speditamente verso la meiosi II, mentre in altri si attende un periodo intercinetico, in cui si riforma la membrana nucleare ed il nucleolo in attesa della prosecuzione.

12.d.2.e Meiosi II

Nella profase II le coppie di cromatidi presenti non sono il frutto di una precedente duplicazione, ma il residuo della separazione delle tetradi nella meiosi I. Ricompare il fuso di collegamento fra i due centrosomi che aggancia le coppie.

La metafase II provvede a che le coppie di cromatidi si allineino lungo il piano equatoriale della cellula.

Le coppie di cromatidi vengono staccate nel corso della anafase II sciogliendo il loro centromero ed iniziano la migrazione verso i due poli cellulari.

Nella telofase II i singoli cromatidi si raggruppano ed iniziano a mescolarsi con proteine fino a riprodurre la cromatina. Si riformano anche membrana nucleare e nucleolo. Poi ha luogo la citodieresi cellulare che separa definitivamente le cellule nei singoli gameti.

12.D.3 CONFRONTO TRA MEIOSI E MITOSI

a) nella profase I ci sono tetradi e non cromosomi ed avviene il crossing over;
b) nella metafase I si allineano delle strutture con quattro cromatidi e non due come nella mitosi;
c) nella anafase I vi è la separazione dei chiasmi, mentre nella metafase mitotica si sciolgono i centromeri;
d) fra la meiosi I e la meiosi II non c'è nessuna duplicazione del DNA, mentre tra due cicli mitotici il DNA viene sempre duplicato;
e) la anafase II separa cromatidi omologhi ma non identici, mentre la anafase mitotica separa cromatidi identici;
f) la meiosi produce quattro cromatidi analoghi ma leggermente diversi tra loro, la mitosi produce due cromatidi identici.

12.D.4 CENNI SULLA FECONDAZIONE

L'organismo che procede con la meiosi inizia a produrre cellule che potranno essere utilizzate per la fecondazione, nome che viene dato alla fusione di due gameti prodotti da due individui della stessa specie.

La fecondazione, che viene effettuata con metodi molto diversi da specie a specie, si verifica tra un maschio ed una femmina. In questo modo assicurano la prosecuzione della propria specie tramandando alla prole il proprio materiale genetico mescolato, con piccole variazioni complessive rispetto ai genitori.

La singola cellula che viene prodotta per fecondazione viene detta zigote che crescerà duplicandosi per mitosi fino a raggiungere le condizioni di embrione, in cui si cominciano ad evolvere i primi organi specifici.

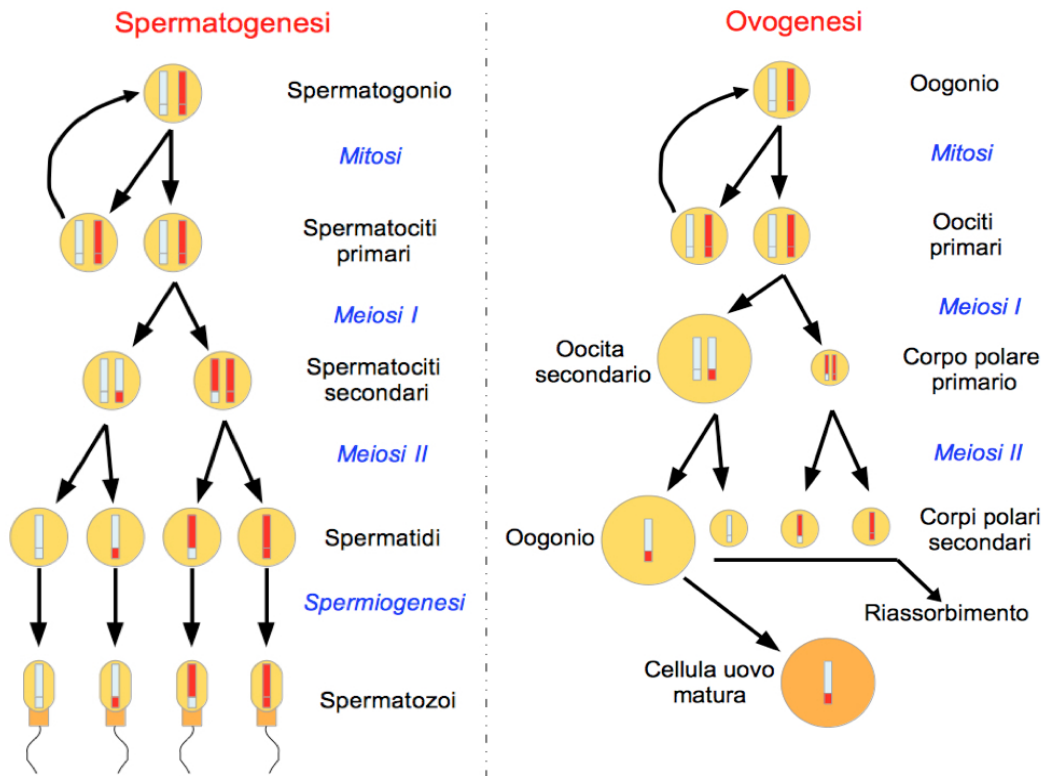
Solo a maturazione fisiologica avvenuta, il nuovo individuo potrà iniziare il processo di meiosi nelle proprie gonadi: questo lo farà diventare un essere sessualmente maturo ed in grado di affrontare la fecondazione. Tale maturazione avviene in tempi anche molto diversi, ed è funzione di varie caratteristiche fisiche, ambientali, genetiche…, oltre che proprie di una determinata specie biologica.

Nella specie umana l'inizio della maturazione sessuale avviene quando l'ipofisi (una ghiandola ormonale posta sotto il cervello) inizia a produrre ormoni come FSH ed LH. Questi, raggiungendo le gonadi attraverso il flusso sanguigno, sbloccano i processi meiotici, oltre ad indurre la produzione di ormoni specificatamente sessuali che inducono parti del corpo a sviluppare caratteristiche morfologiche diverse in funzione del sesso (caratteri sessuali secondari).

Tale produzione ormonale comincia a farsi sentire in modo più o meno graduale attorno ad un'età compresa fra i 9-12 anni, con un leggero anticipo nelle femmine.

La produzione di gameti (spermatozoi o d ovuli) viene innescata gradualmente. Essa inizia con una fase evidente nelle femmine attraverso il primo ciclo mestruale (detto menarca) che si ripete successivamente in modo regolare ogni 28 giorni circa. Nei maschi, invece, la prima spermatogenesi (detta spermarca) non comporta segni evidenti e tale attività poi procederà fabbricando spermatozoi quotidianamente.

Nel disegno che segue vengono illustrate le principali fasi della divisione meiotica nelle cellule sessuali maschili e femminili. Nella specie umana, i maschi producono gameti (spermatozoi) tutti utili per la fecondazione, mentre nelle femmine la meiosi porta in genere ad una sola cellula uovo disponibile mensilmente.

APPENDICE A

Cronologia della vita sulla Terra

Non è ancora chiaro in quale modo e quando, esattamente, la vita si sia originata sulla Terra. Tuttavia gli scienziati hanno raccolto un certo numero di indizi che portano ad alcuni punti fermi essenziali che consentono di ripercorrerne almeno le tappe salienti. (n.d.r.: Gy = Giga-years = miliardi di anni)

4,5 – 4,2 Gy
Prima di tutto è chiaro che nei primi momenti successivi all'origine della Terra, le condizioni chimico-fisiche proibitive impedivano qualsiasi tentativo di organizzare molecole complesse, ma delicate quali quelle che compongono gli esseri viventi. Con l'abbassarsi delle temperature si ha la formazione della prima crosta solida e, probabilmente, anche dei primi accumuli sporadici di acqua allo stato liquido. Questa fase, inabitabile, deve essersi verificata fra i 4,5 e 4,2 miliardi di anni fa.

4,2 – 3,8 Gy
Le condizioni della superficie terrestre in questo periodo sono ancora piuttosto incerte: inizia a formarsi la crosta terrestre che crea bacini di raccolta per l'acqua. L'atmosfera doveva essere molto differente da quella attuale, con grandi quantità di gas quali CO_2, CH_4, NH_3 e probabilmente anche vapor d'acqua che iniziò a condensare quando la temperatura si abbassava sufficientemente. La massiccia presenza di radiazioni ultraviolette ed altre forme di energia (termica, ma anche quella dei fulmini) interagivano continuamente nei confronti delle sostanze organiche producendo anche molecole che avrebbero dato il loro contributo alla vita (aminoacidi, basi azotate, idrocarburi,...).

3,8 – 3,5 Gy
In questo periodo è probabile che le condizioni, seppur molto differenti da quelle attuali hanno consentito una maggiore stabilità di molecole ancor più complesse che organizzandosi hanno sviluppato un modo di interagire con l'ambiente rendendole sensibili alla sopravvivenza. Le testimonianze geologiche portano a considerare la presenza di cospicue masse di acqua entro le quali le condizioni chimico-fisiche dovevano essere abbastanza affidabili per i primi “esperimenti” sulle molecole organiche. Prima di tutto la formazione di microsfere lipidiche (liposomi) con l'interno idratato e molecole organiche; cruciali devono essere state in questo contesto l'invenzione di macromolecole in grado di duplicarsi quasi esattamente ed altre capaci di assolvere a funzioni di reperimento dell'energia necessaria a tale sforzo. Dal momento che le prime testimonianze certe di biotracce provengono da rocce di circa 3,5 Gy è chiaro che le prime cellule (LUCA: Last Universal Common Ancestor) debbano essersi formate in questo periodo.

3,5 – 2,5 Gy
Il progressivo raffreddamento della superficie terrestre permise di trovare un periodo di stabilità sufficientemente lungo, ma anche prospero di sperimentazioni e variazioni biochimiche. L'aspetto degli esseri viventi non doveva essere molto diversificato (solo invisibili cellule procarioti, al massimi contenute in colonie tipo stromatoliti), ma dovevano essere costantemente a caccia di nuovi rifornimenti energetici per garantire sopravvivenza e riproducibilità. In questo miliardo di anni, il tempo a disposizione per gli esperimenti e adattamenti forzati di certo non mancò e si svilupparono probabilmente modalità bizzarre e senza successo. Ma sicuramente degna di nota fu l'invenzione (letteralmente) della **fotosintesi** che sfruttando molecole semplici abbondantissime (CO_2 ed H_2O) assieme ad alcuni tipi di frequenze della luce solare consentiva l'immagazzinamento di quest'ultima energia in una molecola complessa (glucosio), pur scartando una certa quantità di un gas particolarmente aggressivo (ossigeno). Come vedremo in seguito, ciò pose le basi per la trasformazione più radicale della superficie terrestre indotta da esseri viventi.

2,5-1 Gy
Il grande successo degli organismi che attuavano la fotosintesi portò a conseguenze estreme: a) l'atmosfera iniziò ad arricchirsi sempre più del gas di scarto di questo meccanismo (l'ossigeno) e con essa anche l'idrosfera; b) a causa della potente reattività di questa molecola l'intero sistema geochimico della superficie terrestre dovette riequilibrarsi; l'esempio più clamoroso è fornito dalla rapida scomparsa per precipitazione del Fe nelle acque marine, ma anche dell'U in quelle continentali, che portò al loro accumulo in depositi oggi sfruttati come

giacimenti minerari; c) la reattività dell'O_2 comportò problemi anche alle cellule che ossidandosi non riuscivano a sopravvivere e ciò garantì il successo di quelle che invece riuscirono a trovare una strada metabolica per ingabbiarlo e addirittura a sfruttarlo per la strada di un metabolismo aerobico, molto più efficiente di quello anaerobico allora prevalente; d) l'accumulo di O_2 nell'atmosfera portò questo gas ad interagire con le radiazioni ultraviolette in grado di trasformarlo in ozono (O_3) che iniziò ad accumularsi nella parte più alta dell'atmosfera quale scudo assorbente delle radiazioni più pericolose per gli esseri viventi. Tutti questi stimoli produssero nelle cellule variazioni che portarono a specializzazioni, compartimentazioni di fasi metaboliche al proprio interno, e nuove strategie riproduttive (sessuate) che le portarono a sviluppare dimensioni maggiori per supportare meglio tutte questi cambiamenti: l'origine delle cellule eucarioti si attesta probabilmente a metà di questo periodo geologico, anche testimoniato da prove fossili.

1 - 0,6 Gy

La riproduzione sessuata dotò le cellule eucarioti di un meccanismo molto più rapido per generare variazioni affinando perciò ulteriormente il meccanismo della selezione del più adatto ad ogni circostanza. E questo garantì agli esseri unicellulari eucarioti una maggiore versatilità per occupare ogni nicchia ambientale. Non solo: mantenendo la necessità di compartimentare l'organizzazione di ogni fase dell'attività vitale all'interno della cellula iniziarono ad avere successo colonie costituite da cellule dotate delle stesse capacità, ma entro le quali alcune cellule specializzarono un lavoro che garantiva ad altre di concentrarsi su altre incombenze. La comparsa dei primi organismi pluri-cellulari, composti cioè da cellule eucarioti contenenti lo stesso patrimonio genetico, ma suddivise in tessuti ed organi in grado di assolvere compiti specifici risale effettivamente a circa 0,8 Gy ed appena poche centinaia di milioni di anni dopo si assiste a quella che è nota come "esplosione del Cambriano" (0,58 Gy) con la quale compaiono tipi di organismi viventi sempre più grandi e dalle forme molto diverse fra loro.

0,6 Gy - oggi

Sarebbe troppo complesso parlare delle varie trasformazioni degli esseri viventi nel periodo "fanerozoico" oltre che delle cause ambientali che possono averle influenzate, ma, giusto per parlare delle variazioni più importanti si può citare la colonizzazione sub-aerea delle terre emerse, la comparsa della corda spinale (e quindi dei vertebrati), l'invenzione di vari tipi di sensori nervosi, come quello della vista in grado di accentuare le proprie capacità, la termo-regolazione, la capacità di volare, le angiosperme, i vari meccanismi metabolici di fermentazione, la comparsa del linguaggio. Ad oggi gli esseri viventi sulla Terra vengono suddivisi in circa 30 milioni di specie di cui ogni individuo può, ad ottima ragione, considerarsi un punto di arrivo grazie al successo delle generazioni che lo hanno preceduto, il che porta alla considerazione massima del cosiddetto LUCA, dal quale proveniamo tutti quanti.

APPENDICE B

ENERGIA CHIMICA E VITA

Nelle cellule avvengono moltissime reazioni chimiche necessarie alla vita, ma che comportano una spesa energetica. Che cosa fornisce questa energia? Essa proviene da legami intramolecolari di sostanze che assimiliamo, principalmente zuccheri, lipidi e proteine. Queste molecole vengono letteralmente smontate e degradate fino ad ottenere sostanze a basso contenuto di energia (ad esempio CO_2 e H_2O). Tuttavia, l'energia che si sprigiona da questa degradazione molecolare non viene trasformata in calore, come nella combustione, ma in energia chimica sotto forma di ATP:

ADP + P + Energia = ATP

L'ATP si comporta come una batteria carica, che, trasformandosi in ADP si scarica un poco, liberando energia sufficiente, per esempio per pompare uno ione attraverso un canale proteico, o per generare un legame peptidico.

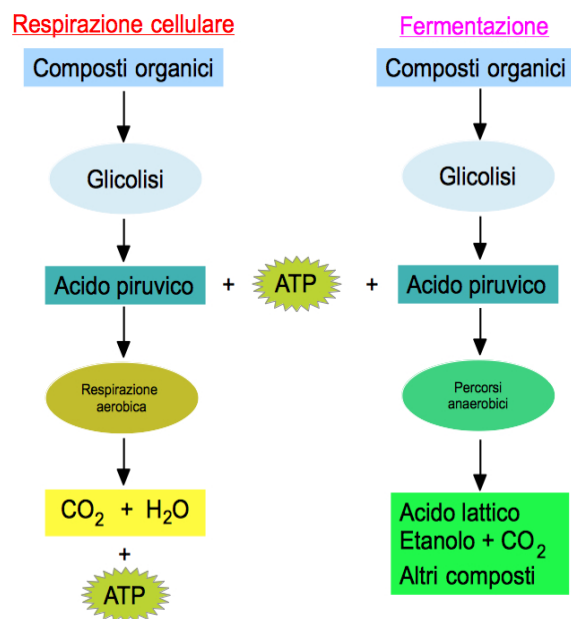
La presenza di questa molecola è ubiquitaria nella cellula. Essa viene sottoposta continuamente a ricarica e scarica.

Dal momento che l'energia contenuta in un composto semplice come il glucosio è almeno 90 volte quella contenuta nel legame fosforico dell'ATP, si constata che alla cellula conviene degradare tale molecola molto lentamente, assorbendo quindi da ogni singola reazione di degradazione un po' di energia.

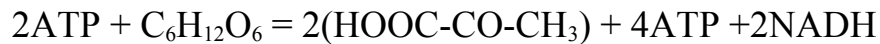
Glicolisi

La degradazione del glucosio (ma anche di molte altre molecole organiche) avviene attraverso una sequenza di reazioni nel citoplasma. Ogni singola reazione viene accelerata da un enzima specifico e, quindi, attentamente progettata dalla cellula. Il primo passaggio è quello della glicolisi, una via metabolica pressoché universale negli esseri viventi che avviene con modalità anaerobiche (assenza di O_2).

E' il primo passo della degradazione del glucosio: i prodotti finali sono due molecole di acido piruvico (HOOC-CO-CH_3), come se avessimo spezzato a metà il glucosio. Questa è la sequenza (in tutto 10 reazioni):

a. due gruppi PO_4 di due molecole di ATP vengono ceduti ed attaccati ai carboni terminali dello zucchero (fruttosio 1,6 di-fosfato);
b. lo zucchero di-fosfato si scinde a metà formando due molecole di gliceraldeide-fosfato;

c. successivamente ad una fosforilazione riduttiva queste due molecole si trasformano in 2 di acido piruvico, che avendo ceduto i gruppi PO_4, ha generato 4 molecole di ATP. Inoltre, a causa della ossidazione del gluco-derivato, gli elettroni che se ne vanno vengono raccolti da NAD^+ che si trasfroma in NADH, molecola portatrice di elettroni.

Il bilancio energetico complessivo della sola glicolisi produce due molecole di acido piruvico, ed una rendita netta di 2 ATP e 2 NADH (cioè un po' di energia ed elettroni).

$$2ATP + C_6H_{12}O_6 = 2(HOOC\text{-}CO\text{-}CH_3) + 4ATP + 2NADH$$

A questo punto il processo disgregativo dello zucchero può seguire diverse vie cataboliche che, in ogni caso, devono assicurare la rigenerazione dell'NAD^+ come accettore di elettroni nella prima fase glicolitica. Ciò può avvenire sia in presenza di ossigeno (respirazione cellulare) che in sua assenza (fermentazione). La demolizione finale in presenza di ossigeno è un processo comune a tutte le cellule eucarioti ed avviene all'interno di organuli noti come mitocondri. I processi catabolici che avvengono in assenza di ossigeno proseguono invece nel citoplasma.

Fermentazione

Il processo fermentativo avviene solo nelle cellule e negli organismi che si trovano in carenza di ossigeno. Ci sono due tipi di fermentazione: lattica e alcolica.

Fermentazione lattica

Nella maggior parte degli esseri animali, in mancanza di ossigeno, la riconversione dell'NADH in NAD^+ avviene a spese dell'acido piruvico prodotto, che si trasforma in acido lattico ($HOOC\text{-}HCOH\text{-}CH_3$) per idrogenazione.

Talvolta uno sforzo muscolare (ad esempio) può necessitare di così tanta energia per cui alle cellule muscolari non arriva sufficiente ossigeno. In questo caso le cellule muscolari producono energia in modo alternativo, ma anaerobico, cioè attraverso fermentazione lattica. La sensazione di stanchezza muscolare è causata dal fatto che l'acido lattico è leggermente irritante, ed il suo accumulo nei muscoli causa bruciore ed affaticamento.

Fermentazione alcoolica

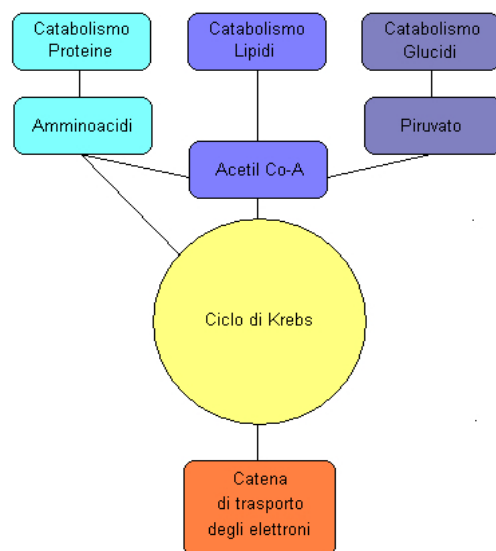
In alcuni tipi di lieviti (tipo particolare di funghi, comunque esseri unicellulari eucarioti), la deidrogenazione dell'NADH avviene sempre a danno dell'acido piruvico, ma produce etanolo e CO_2.

Pur essendo limitata nel campo degli esseri viventi ai lieviti, tale catabolismo viene ampiamente sfruttato per scopi alimentari. Esso è infatti alla base della lievitazione del pane, della fermentazione di liquidi zuccherini che si trasformano in derivati alcoolici (birra, vino, saké, sahti,…). L'azione di questi lieviti è stata messa in luce per la prima volta da Pasteur.

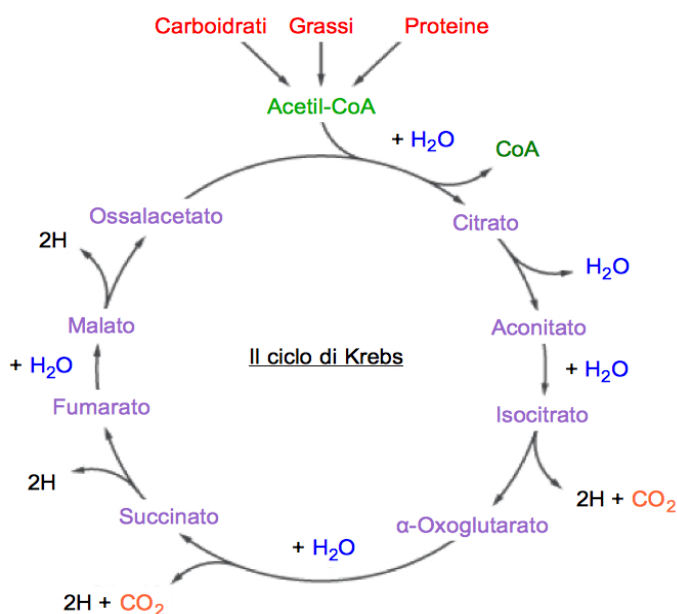
Respirazione cellulare

La respirazione cellulare consiste in una serie di reazioni chimiche che hanno come obiettivo la produzione di CO_2 ed H_2O per degradazione di composti organici, ma soprattutto consentendo la formazione di una grande quantità di molecole di ATP.

Nella respirazione cellulare sono comprese la glicolisi, operazione essenzialmente anaerobica, di cui si parla sopra, e la respirazione aerobica che avviene in presenza di O_2. Quest'ultima procede con una serie di reazioni che sono complessivamente chiamate ciclo di Krebs e catena di trasporto degli elettroni.

Tutte le cellule che vivono in presenza di ossigeno attuano questa respirazione. I batteri degradano le sostanze nel citosol, mentre le cellule eucarioti fanno avvenire la respirazione aerobica all'interno di organuli specializzati noti come mitocondri.

Ciclo di Krebs

L'acido piruvico prodotto dalla glicolisi si diffonde attraverso la doppia membrana dei mitocondri ed entra nella matrice mitocondriale, cioè lo spazio entro la membrana interna. La matrice mitocondriale contiene gli enzimi che servono per catalizzare le reazioni del ciclo di Krebs.

Il primo passaggio che avviene nei mitocondri è la trasformazione dell'acido piruvico (o ione piruvato) in un composto chiamato acetil-coenzima A (acetilCoA). Questo composto è quello che si ottiene anche dalla degradazione ossidativa dei lipidi e degli aminoacidi. Per questo il ciclo di Krebs si può dire che inizi dall'acetilCoA.

Nel ciclo di Krebs il gruppo acetile (H_3C-C=O) viene ossidato passando per otto tappe catalizzate da altrettanti enzimi producendo due molecole di CO_2. Durante questo processo si libera energia ed elettroni (e ioni H^+) che vanno a caricare 3 NADH, 1 $FADH_2$ e 1 ATP. Per semplificare (molto) NADH ed $FADH_2$ sono sostanze che accorpano protoni (H^+) ed elettroni per trasportarli ad un accettore finale come l'ossigeno. Visto che cedono elettroni riformano la fase chimica che poi potrà di nuovo caricarsi di elettroni: per questo possono essere considerati degli enzimi (catalizzatori).

Catena di trasporto degli elettroni (fosforilazione ossidativa)

Successivamente l'NADH ed il $FADH_2$ attraverso una sequenza di reazioni si scaricano degli elettroni (e ioni H^+) verso l'O_2, che si trasforma in H_2O che costituisce l'accettore finale degli elettroni e protoni degradati dalle sostanze organiche.

In questo modo l'energia viene liberata in piccole quantità ad ogni passaggio e può essere utilizzata per generare ATP.

Ogni NADH che si scarica nella catena respiratoria è in grado di produrre 3 ATP, mentre l'$FADH_2$ ne genera 2. Alla fine di questo percorso (ciclo di Krebs e catena di trasporto degli elettroni) sono prodotte in tutto 36 molecole di ATP per ogni molecola di glucosio ossidata.

La resa energetica della respirazione aerobica è del 40%, una resa piuttosto alta se paragonata con quella che l'ingegneria umana è riuscita ad ottenere dai motori di combustione (25%).

Fotosintesi

Come fotosintesi vengono intesi tutti quei processi di ossido-riduzione biologici in cui la luce solare ha un ruolo di rilievo. Tra diverse tipologie di fotosintesi, quella clorofilliana è senz'altro la più diffusa ed importante.

Complessivamente, pur nascondendo varie fasi distinte di processo, la reazione può essere riassunta come segue:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O + h\nu \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

dove ***hν*** va inteso per “energia di una radiazione luminosa”. Si noti che tale reazione rappresenta specularmente quella della respirazione cellulare. In pratica il carbonio subisce una trasformazione generando una catena molecolare con 6 atomi di C legati tra loro (glucosio): questa operazione necessita di elettroni che vengono rilasciati dalla ossidazione dell'ossigeno nella molecola dell'acqua, grazie alla intercessione di radiazioni luminose (***hν*** appunto) che vengono catturate da appositi pigmenti fotosensibili.

L'importanza di questo processo fotosintetico sta nel fatto che viene convertita energia solare in molecole fruibili da tutti gli esseri viventi (glucosio). La molecola che “accumula” tutta questa energia può servire come tale, rilasciando di nuovo l'energia accumulata (vedi respirazione cellulare o altri processi metabolici), può essere accantonata prima dell'uso sotto forma di appositi polimeri (amido, glicogeno,...) o utilizzata come materiale da costruzione (è il caso della cellulosa).

Il successo clamoroso dei primi organismi fotosintetici, in grado di “auto-prodursi” le molecole utili a fornire energia risale probabilmente agli albori della vita sulla Terra (3,5 Gy), probabilmente ad opera di cianobatteri (organismi procarioti) che si diffusero in modo gradualmente aumentando la presenza di O_2 nell'atmosfera terrestre. Tale processo rese necessarie contromisure da parte degli organismi consumatori che, con l'aumento di questo potente veleno (l'ossigeno!) dovettero forzatamente adattarsi fino a trovarne un uso “pacifico”

con la respirazione cellulare. L'evoluzione delle cellule che hanno precorso gli organismi eterotrofi moderni (animali e funghi in particolare) è stata causata dalla pressione dovuta all'eccesso di ossigeno come “gas di scarto” delle prime cellule fotosintetiche! Ancora oggi siamo debitori del mantenimento dell'ossigeno atmosferico agli organismi che attuano la fotosintesi: grazie!

Cloroplasti

Il processo della fotosintesi nelle cellule eucarioti avviene entro organuli specializzati chiamati cloroplasti, piccoli corpi discoidali di grandezza variabile entro i 10 µm. Come i mitocondri essi sono costituiti da due membrane concentriche: quella esterna è relativamente permeabile, mentre quella interna è più selettiva.

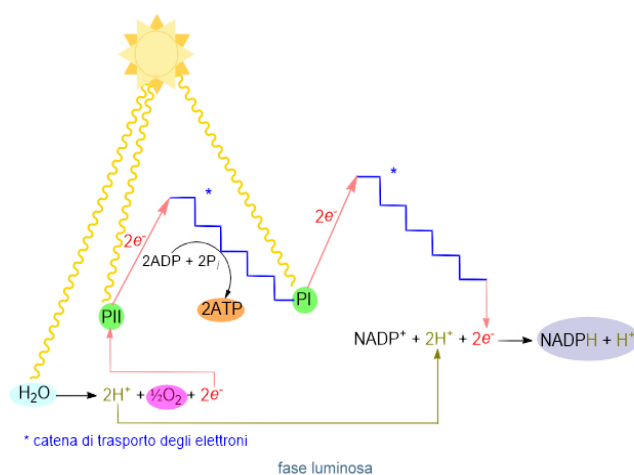
1 - membrana esterna
2 - spazio intermembrana
3 - membrana interna
4 - stroma (acquoso)
5 - lumen
6 - membrana tilacoidale
7 - grano
8 - tilacoide
9 - granulo di amido
10 - ribosoma
11 - DNA cloroplastiale
12 – vescicola lipidica

La parte interna dei cloroplasti è costituita da una sostanza gelatinosa detta stroma, dove si trovano immersi ribosomi, enzimi e DNA cloroplastiale, dal quale i cloroplasti dipendono per la loro riproduzione. Nello stroma sono presenti anche strutture più complesse come i grani che costituiscono pile di sacchetti noti come **tilacoidi**: essi sono di colore verde a causa della presenza di un pigmento fotosensibile chiamato clorofilla, ma possono contenere anche altri pigmenti (carotenoidi, xantofille,...).

Le reazioni inerenti alla fotosintesi possono essere distinte in due fasi principali: una fase luminosa con due fotosistemi, che avviene nel lume interno dei tilacoidi, ed una fase oscura (detta anche ciclo di Calvin – Benson), che si svolge nello stroma e che produce il glucosio.

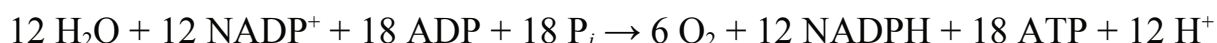
Fase luminosa

Ogni sostanza ha la capacità di interagire con la luce solare riflettendo, assorbendo o lasciandosi attraversare da tipologie differenti di radiazioni. La struttura elettronica degli atomi della **clorofilla** è tale che quando viene colpita dalla luce solare “bianca” assorbe le radiazioni vicino al blu ed al rosso, mentre riflette quelle verdi.

L'assorbimento di queste radiazioni comporta la produzione di uno stato eccitato di alcuni elettroni che si allontaneranno temporaneamente dal nucleo.

Conclusa la eccitazione tali elettroni potranno di nuovo “cadere” verso il nucleo rilasciando una quota di energia pari a quella che li aveva eccitati. L'energia continuamente riemessa a causa di questo assorbimento continuo di luce solare viene concentrata fino a provocare la cessione di un elettrone (ossidazione) che verrà avvicinato ad una molecola in grado di accettarlo.

Gli elettroni vengono rilasciati da molecole di acqua grazie a questo sistema (**fotolisi**) e forniscono le condizioni per produrre ATP e NADPH molecole in cui viene immagazzinata quindi l'energia solare sotto forma di energia chimica.

In questa prima fase la luce solare quindi viene parzialmente assorbita e il sistema biochimico del cloroplasto la trasforma in molecole attive, utili per proseguire la fotosintesi:

$$12\ H_2O + 12\ NADP^+ + 18\ ADP + 18\ P_i \rightarrow 6\ O_2 + 12\ NADPH + 18\ ATP + 12\ H^+$$

Si noti perciò che in questa fase viene prodotto O_2 che i cloroplasti scarteranno e che si unirà all'atmosfera terrestre. [P_i = ione fosfato inorganico].

Fase oscura

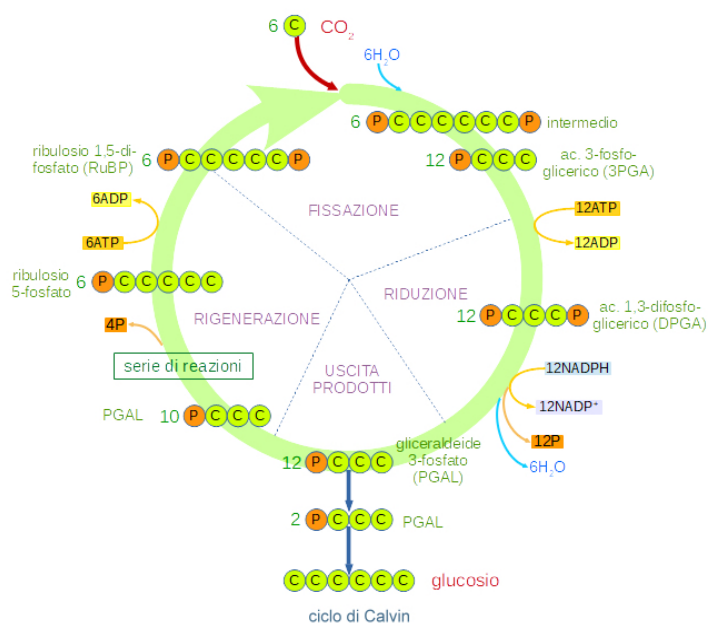
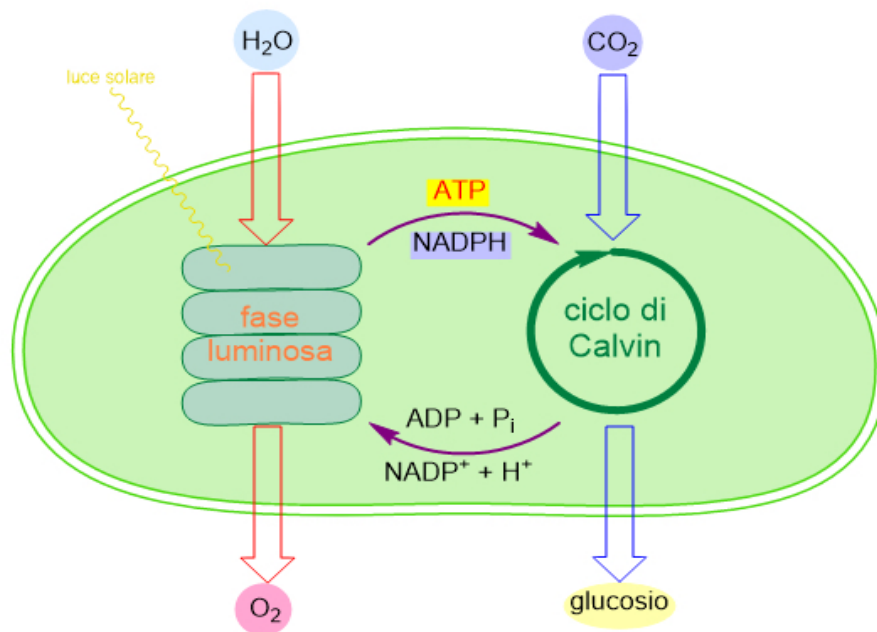
La fase oscura impiega l'energia chimica accumulata nell'ATP e nel NADPH prodotti dalla fase luminosa per trasformare il carbonio contenuto nella CO_2 in una catena carboniosa organica (glucosio) attraverso una reazione di riduzione. Tutto questo avviene nello stroma dei cloroplasti.

Tali reazioni sono parte di un ciclo detto C3, dal momento che la maggior parte delle molecole coinvolte hanno 3 atomi di carbonio.

La CO_2 entra nel ciclo reagendo con una molecola a 5 atomi di C chiamata ribulosio difosfato (RuBP) e formando due molecole a 3 atomi di C note come fosfoglicerato (PGA).

Il PGA viene ridotto e fosforilato grazie a NADPH e ATP (provenienti dal ciclo luminoso) e trasformato in fosfogliceraldeide (PGAL).

Dopo sei cicli, ciascuno dei quali consuma una molecola di CO_2, due di NADPH e tre di ATP, vengono prodotte 12 molecole di PGAL, due delle quali si combinano a formare una molecola a 6 atomi di carbonio, il glucosio, mentre le rimanenti rigenerano il RuDP. Le reazioni della fase oscura possono essere così riassunte:

$$6\ CO_2 + 12\ NADPH + 12\ H^+ + 18\ ATP \quad 12\ NADP^+ + C_6H_{12}O_6 + 6\ H_2O$$

Ecco di seguito lo schema generale del processo di fotosintesi clorofilliana che comprende entrambe le fasi, luminosa e oscura.

Indice delle figure in “Biologia”

	Capitolo	Nome figura	Fonte	Autore	Traduzione
0	Copertina	Indice	Moreno Gazzotti		
1.2	Introduzione	Tabella "Regno dei viventi"	Moreno Gazzotti		
2.1	Legami chimici	Attrazione – repulsione atomi	Moreno Gazzotti – ispirato da Rodomontano		
2.2	Legami chimici	Scala elettronegatività	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Barra_dell%27lettronegativit%C3%A0.svg	Riccardo Rovinetti	MG
2.3	Legami chimici	Momento dipolare	Moreno Gazzotti		
2.4	Legami chimici	Forze di Debye	Moreno Gazzotti – ispirato da Rodomontano		
3.1	Acqua	Acqua tetraedrica	Moreno Gazzotti		
3.2	Acqua	Coesione molecolare	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:3D_model_hydrogen_bonds_in_water.jpg	Michal Maňas	
3.3a	Acqua	Punti critici – fusione	Moreno Gazzotti		
3.3b	Acqua	Punti critici – ebollizione	Moreno Gazzotti		
3.4	Acqua	Struttura ghiaccio	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Liquid-water-and-ice.png	P99am	MG
3.5	Acqua	Tensione superficiale	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Surface_tension_March_2009-3.jpg	Alvegaspar	
3.6	Acqua	Adesione	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dew_on_a_Equisetum_fluviatile_Luc_Viatour.jpg	Luc Viatour	
3.7	Acqua	Capillarità	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Capillarity.svg	Messer Woland	
3.8	Acqua	Solvatazione	Moreno Gazzotti		
3.9	Acqua	Conducibilità slz acquose	Moreno Gazzotti		
3.9a	Acqua	Molecola anfipatica	Moreno Gazzotti		
3.9b	Acqua	Micella anfipatica	Moreno Gazzotti		
3.9	Acqua	Liposoma	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Strutture_fosfolipidiche_in_soluzione_acquosa.svg	Mariana Ruiz Villarreal	
3.10	Acqua	Scala pH	http://it.wikipedia.org/wiki/PH		
4.1	Chimica del C	Metano	Moreno Gazzotti		
4.2	Chimica del C	Gruppi funzionali	Moreno Gazzotti		
4.3	Chimica del C	Condensazione e idrolisi	Moreno Gazzotti		
5.1	Carboidrati	Posizione carbonile	Moreno Gazzotti		
5.2	Carboidrati	L-Gliceraldeide e D-Gliceraldeide	Moreno Gazzotti		
5.3	Carboidrati	D-Ribosio e D-Deossiribosio	Moreno Gazzotti		
5.4	Carboidrati	Tardigrado	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Waterbear.jpg	Bob Goldstein and Vicky Madden	
5.5	Carboidrati	Orzo maltato	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gr%C3%BCnmalz.jpg	Peter Schill	
5.6	Carboidrati	Cellulosa	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zellstoff_200_fach_Polfilter.jpg	Jan Homann	
6.1	Lipidi	Glicerina	Moreno Gazzotti		
6.2a	Lipidi	Acidi grassi saturi ed insaturi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Oleic-acid-3D-vdW.png	Ben Mills	
6.2b	Lipidi	Acidi grassi saturi ed insaturi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Octadecanoic_acid_(stearic).png	Borgdylan	
6.3	Lipidi	Esterificazione	Moreno Gazzotti		
6.4	Lipidi	Grassi saturi e insaturi	Moreno Gazzotti		

6.5	Lipidi	Fosfolipidi	Moreno Gazzotti		
6.6	Lipidi	Membrana fosfolipidica e osmosi	Moreno Gazzotti		
6.7a	Lipidi	Glicolipidi – struttura	Moreno Gazzotti		
6.7b	Lipidi	Glicolipidi – posizione	Moreno Gazzotti		
6.8	Lipidi	Oleil stearato (cera)	Wikipedia		MG
6.9	Lipidi	Steroidi	Moreno Gazzotti		
6.10	Lipidi	Colesterolo	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cholesterol.svg	BorisTM	
7.1a	Proteine	Aminoacido	Moreno Gazzotti		
7.1b	Proteine	Ione aminoacido	Moreno Gazzotti		
7.2	Proteine	Condensazione	http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3APeptidformationball.svg	Yassine Mrabet	MG
7.3a	Proteine	Forma e struttura – mioglobina	https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Myoglobin.png	AzaToth	
7.3b	Proteine	Forma e struttura – collagene	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Collagentriplehelix.png	Vossman	
7.3c	Proteine	Forma e struttura – rodopsina	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rhodopsin.jpg	Sven Jähnichen	
7.4	Proteine	Evoluzione strutturale	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:225_Peptide_Bond-01.jpg	OpenStax College	MG
7.5	Proteine	Attivazione enzimatica	http://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Diagramma_attivazione.svg?uselang=it	Giac83	
7.6	Proteine	Funzionamento enzima	http://commons.wikimedia.org/wiki/Image:Diagramma_adattamento_indotto.svg	TimVickers	
8.1a	Acidi nucleici	Pirimidina	Moreno Gazzotti		
8.1b	Acidi nucleici	Purina	Moreno Gazzotti		
8.2	Acidi nucleici	Nucleotidi	Wikipedia		
8.3	Acidi nucleici	AMP, ADP e ATP	Moreno Gazzotti		
8.4	Acidi nucleici	Legame nucleosidico	Moreno Gazzotti		
8.5a	Acidi nucleici	Coniugazione G-C	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Base_pair_GC.svg	Yikrazuul	
8.5b	Acidi nucleici	Coniugazione A-T	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Base_pair_AT.svg	Yikrazuul	
8.6	Acidi nucleici	Struttura ad elica	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:DNA_Overview_it.png	Michael Ströck	
8.7	Acidi nucleici	Trascrizione DNA	Moreno Gazzotti		
8.8	Acidi nucleici	Flusso informazione	Moreno Gazzotti		
9.1	Microscopio	Schema M.O.C.	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Optical_microscope_nikon_alphaphot_%2B.jpg	Moisey	
9.2	Microscopio	Schema S.E.M.	Moreno Gazzotti		
9.3	Microscopio	Schema T.E.M.	Moreno Gazzotti		
10.1	Cellula	Cellula procariote	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Average_prokaryote_cell-_es.svg		MG
10.2	Cellula	Forme batteriche	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bacterial_morphology_diagram.svg		MG
10.3	Cellula	Membrana cellulare	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cell_membrane_detailed_diagram_en.svg		MG
10.4	Cellula	Parete cellulare	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_cell_wall_diagram.svg		MG
10.5	Cellula	Citoscheletro	Moreno Gazzotti		
10.6	Cellula	Strutture citoscheletro	Moreno Gazzotti		
10.7	Cellula	Flagello	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eukaryotic_cilium_diagram_en.svg		MG
10.8	Cellula	Nucleo	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Diagram_human_cell_nucleus_ita.svg		

10.9	Cellula	Cromosoma	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chromosome.svg	
10.10	Cellula	Ribosoma	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ribosome_50s.png	
10.11	Cellula	Reticolo endoplasmatico	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Blausen_0350_EndoplasmicReticulum.png	MG
10.12	Cellula	Apparato di Golgi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Blausen_0435_GolgiApparatus.png	MG
10.13	Cellula	Mitocondrio	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Animal_mitochondrion_diagram_en.svg	MG
10.14	Cellula	Cloroplasto	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chloroplast_mini.svg	MG
10.15	Cellula	Lisosoma	Moreno Gazzotti	
10.16	Cellula	Perossisoma	Moreno Gazzotti	
10.17	Cellula	Vacuoli	Moreno Gazzotti	
11.1	Trasporto cellulare	Schema trasporti	Moreno Gazzotti	
11.2	Trasporto cellulare	Diffusione	Moreno Gazzotti	
11.3	Trasporto cellulare	Diffusione semplice	Moreno Gazzotti	
11.4	Trasporto cellulare	Osmosi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Osmosis-ca.svg	MG
11.5a	Trasporto cellulare	Osmosi eritrociti	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Erythrozyten_und_Osmotischer_Druck.svg	MG
11.5b	Trasporto cellulare	Osmosi cellule vegetali	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plasmolyse_Pflanzenzelle.svg	MG
11.6	Trasporto cellulare	Proteine di membrana	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_facilitated_diffusion_in_cell_membrane-de.png	MG
11.7	Trasporto cellulare	Esocitosi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Exocytosis_types.svg	MG
11.8	Trasporto cellulare	Endocitosi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Endocytosis_types.svg	MG
12.1a	Duplicazione	Scissione binaria schema	Moreno Gazzotti	
12.1b	Duplicazione	Scissione binaria foto	http://ilmicroscopio.blogspot.it/2009/10/la-scissione-binaria-la-scissione-in.html	
12.2	Duplicazione	Ciclo cellulare	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cell_Cycle_2-2.svg	
12.3a	Duplicazione	Profase	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prophase_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.3b	Duplicazione	Prometafase	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prometaphase_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.4	Duplicazione	Metafase	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Metaphase_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.5	Duplicazione	Anafase	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anaphase_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.6	Duplicazione	Telofase	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Telophase_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.7	Duplicazione	Citocinesi	http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cytokinesis_eukaryotic_mitosis.svg	MG
12.8	Duplicazione	Crossing over	Moreno Gazzotti	
12.9	Duplicazione	Spermatogenesi ed ovogenesi	Moreno Gazzotti	